

- THENIUS, E. (1980): Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere, 2. Aufl. Jena: G. Fischer.
- WEIR, B. J. (1974): Reproductive Characteristics Of Hystricomorph Rodents. Symp. zool. Soc. Lond. 34, 265–301.

Authors' addresses: WERNER SCHRÖDER, I. Zoologisches Institut der Universität Göttingen, Berliner Str. 28, D-3400 Göttingen, FRG; GUY APOLLINAIRE MENSAH, Centre Beninois d'Elevage d'Aulacodes, Ministère du Développement Rural et de l'Action Cooperative BP 03-2900, Cotonou, Rep. Pop. du Benin

Zur Nahrungsökologie des Luchses *Lynx lynx* in den schweizerischen Nordalpen^{1,2}

Von U. BREITENMOSER und H. HALLER

Zoologisches Institut der Universität Bern

Eingang des Ms. 3. 6. 1986

Abstract

*Feeding ecology of the lynx (*Lynx lynx*) in the Swiss Alps*

Collected data about feeding habits of radiocollar-fitted lynxes (*Lynx lynx*) in the northern Alps from 1983 to 1985. Lynxes in the study area fed mainly on the two smaller ungulates. 88 prey items were found: 48 roedeer, 30 chamois, 5 hares, 2 domestic sheep, 2 marmots and 1 red squirrel. Analyses of faeces showed that neither small rodents nor birds are of any importance as lynx prey. A male and a female hunting in the same area showed different preference in killing roe-deer and chamois (12:14 and 21:7 resp.). Distances between consecutive kills varied from 5 to 10 km. Exploitation of killed ungulates in undisturbed sites was 88 %, close to civilization 62 %. Adult lynxes killed 1 ungulate every 6.6 days, a female with two cubs of 10 months 1 every 2.7 days. The yearly consumption of 1 lynx is estimated to be 60 roe-deer or chamois, and the total consumption in the study area 3 %–9 % of the ungulate population. Feeding strategy (surprise attack) is one of the main reasons for the large home ranges and the low population density of the lynx in the northern Alps.

Einleitung

Im 19. Jahrhundert war es um die Wildbestände in der Schweiz schlecht bestellt: Reh und Hirsch waren fast ausgerottet, der Steinbock in den Nordalpen seit langem verschwunden. Einzig die Gemse hatte – wenn auch in geringerer Zahl als heute – in den Alpen überlebt. Das Verschwinden der Paarhufer entzog den großen Prädatoren und Aasfressern (Bär, Wolf, Luchs, Steinadler, Bartgeier) die Nahrungsgrundlage und zwang sie zu vermehrten Übergriffen auf Haustiere, was ihre Bekämpfung verstärkte und erleichterte. Der intensiven Nachstellung mußte auch der Luchs weichen (EIBERLE 1972). Im Laufe des 20. Jahrhunderts kehrte das Schalenwild (durch Hegemaßnahmen und Wiederansiedlungen geför-

¹ Im Andenken an Prof. Dr. W. HUBER.

² Durchgeführt mit finanzieller Unterstützung des Bundesamtes für Forstwesen und Landschaftsschutz, Abt. Natur- und Heimatschutz; des Schweizerischen Bundes für Naturschutz (SBN); des WWF Schweiz; des Schweizer Tierschutzes; des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Kredit Nr. 3.119-0.85); der Kantone Bern, Waadt, Solothurn, Genf, Wallis, Aargau, Obwalden, Jura, St. Gallen, Tessin, Thurgau und Basel-Land; des „Silbernen Bruches“ und des Schweizerischen Schafzuchtverbandes.

dert) zurück und erreichte sehr hohe Dichten. So sind z. B. in den Bayerischen Alpen die Paarhuferbestände seit 1850 um das sechs- bis dreizehnfache angestiegen (Gossow 1976). In der ersten Hälfte der siebziger Jahre wurden an verschiedenen Orten der Schweiz Luchse (seit 1962 bundesrechtlich geschützt) ausgesetzt, die als Wildfänge aus den tschechoslowakischen Karpaten stammten. Seither haben sich im Nordalpenraum und im Jura zwei tragfähige Populationen entwickelt (BREITENMOSER 1983).

Die Kontroverse, die um die Wiederansiedlung der Raubkatze entstand, betraf vor allem die Befürchtung der Jäger, der Luchs könnte die Wildbestände erheblich dezimieren, sowie die Angst der Schafhalter um ihre Herden. Die Auswertung von Zweithandbeobachtungen hat darauf hingewiesen, daß tatsächlich Reh und Gemse die Nahrungsgrundlage der Luchse im schweizerischen Alpenraum bilden (BREITENMOSER 1982), quantitativ interpretierbare Daten fehlten jedoch. Der Einfluß eines Räubers auf seine Beutetiere wird im wesentlichen von seiner Abundanz und seiner Ernährungsstrategie bestimmt. In einer ersten Arbeit haben wir die räumliche Struktur der Luchspopulation in den Schweizer Alpen behandelt (HALLER und BREITENMOSER 1986), hier soll nun die Beutewahl des Luchses exemplarisch dargestellt und sein quantitativer Eingriff in die Populationen seiner Hauptbeutetiere diskutiert werden.

Untersuchungsgebiet

Das Hauptuntersuchungsgebiet liegt in der schweizerischen Nordalpenzone. Es umfaßt das Berner Oberland, den Kanton Obwalden (ohne Exklave Engelberg) sowie Teile der Kantone Luzern, Nidwalden, Freiburg und Waadt. Zentraler Ort ist Interlaken (46° 40' N/7° 50' E), die tiefstgelegene Stelle der Spiegel des Vierwaldstätter Sees (434 m ü.M.), der höchste Punkt das Finsteraarhorn mit 4274 m ü.M. Im Nordosten des Hauptuntersuchungsgebiets wurden in den frühen siebziger Jahren die Luchse ausgesetzt, die die Population in den Schweizer Alpen begründeten. Das rund 3500 km² umfassende Gebiet war schon nach wenigen Jahren von den Luchsen besiedelt (BREITENMOSER 1983). Der westliche Teil des Hauptuntersuchungsgebiets, die Gantrischkette und die angrenzenden Freiburger Alpen, bildet das etwa 500 km² große engere Untersuchungsgebiet (vgl. Abb. 1) mit dem Schafberg (2235 m ü.M.) als höchster Erhebung. Es ist das Streifgebiet der beiden Luchse W2 und M2, begrenzt im Süden durch die Simme und die Jogne, nordöstlich durch die Gürbe und nordwestlich durch die Kalte und die Warme Sense. Die Niederschläge erreichen Durchschnittswerte bis 180 cm; die Schneedecke ist namentlich in den Föhntälern großen Schwankungen unterworfen, von Januar bis April in den Hanglagen jedoch mehrheitlich geschlossen. Die Talsohlen sind besiedelt und weitgehend entwaldet. Der durch Weideflächen stark aufgelockerte Waldgürtel zieht sich entlang der Talflanken. Bis etwa 1000 m ü.M. finden wir Buchen-Weißtannen-Wälder, oft mit reichlich eingestreuten Fichten, die anschließend bis zur Waldgrenze auf 1700–1800 m ü.M. dominieren. Im Hauptuntersuchungsgebiet beträgt der Anteil des Waldes an der Gesamfläche 24,7 % (engeres Untersuchungsgebiet 32,2 %), Weide 33,7 % (41,8 %), übriges Kulturland 13,0 % (16,4 %), unproduktive Fläche (hauptsächlich oberhalb der Waldgrenze) 24,7 % (8,2 %). Randlich liegen die Städte Luzern und Thun. Die Bevölkerungsdichte im Hauptuntersuchungsgebiet beträgt 57 Einwohner/km², im engeren Untersuchungsgebiet jedoch nur 27 E/km².

Im gesamten Gebiet kommen die Paarhuferarten Rothirsch (*Cervus elaphus*), Reh (*Capreolus capreolus*), Gemse (*Rupicapra rupicapra*) und Steinbock (*Capra ibex*) vor. Der Rothirschbestand ist noch gering und nur im östlichen Hauptuntersuchungsgebiet von Bedeutung (RIGHETTI und HUBER 1983). Der Steinbock beschränkt sich auf wenige, zum Teil oberhalb der Waldgrenze gelegene Kolonien. Reh und Gemse sind zahlreich und großflächig verteilt. Im Hauptuntersuchungsgebiet leben ca. 6000 Rehe (7,7/km² Wald) und 12000 Gemen (5,0/km² Wald, Weide und Ödland; Berechnungen nach kantonalen und eidgenössischen Statistiken 1984, die Zahlen beruhen im wesentlichen auf Schätzungen). Feld- (*Lepus capensis*) und Schneehase (*Lepus timidus*) sind weiträumig anzutreffen. Im Berner Oberland leben etwa 5000 Murmeltiere (*Marmota marmota*), hauptsächlich oberhalb der Waldgrenze. Im Bereich des zusammenhängenden Waldgürtels liegen nur wenige und ausschließlich kleine Kolonien (FORTER 1975). Das Kleinsäugerangebot ist reichlich: Im Wald sind namentlich die Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*) und die Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*) sehr häufig, im waldfreien Gelände die Feldmaus (*Microtus arvalis*) und die Ostschermäuse (*Arvicola terrestris*). Letztere tritt – vor allem im engeren Untersuchungsgebiet – durch zyklische Gradationen zeitweise massenhaft auf. Das Birkhuhn (*Tetrao tetrix*) ist oberhalb 1200 m ü.M. im gesamten Gebiet verbreitet, während das Auerhuhn (*Tetrao urogallus*) nur noch in den nördlichen Abschnitten regelmäßig vorkommt. Neben dem Luchs erbeuten im Untersuchungsgebiet lediglich Steinadler

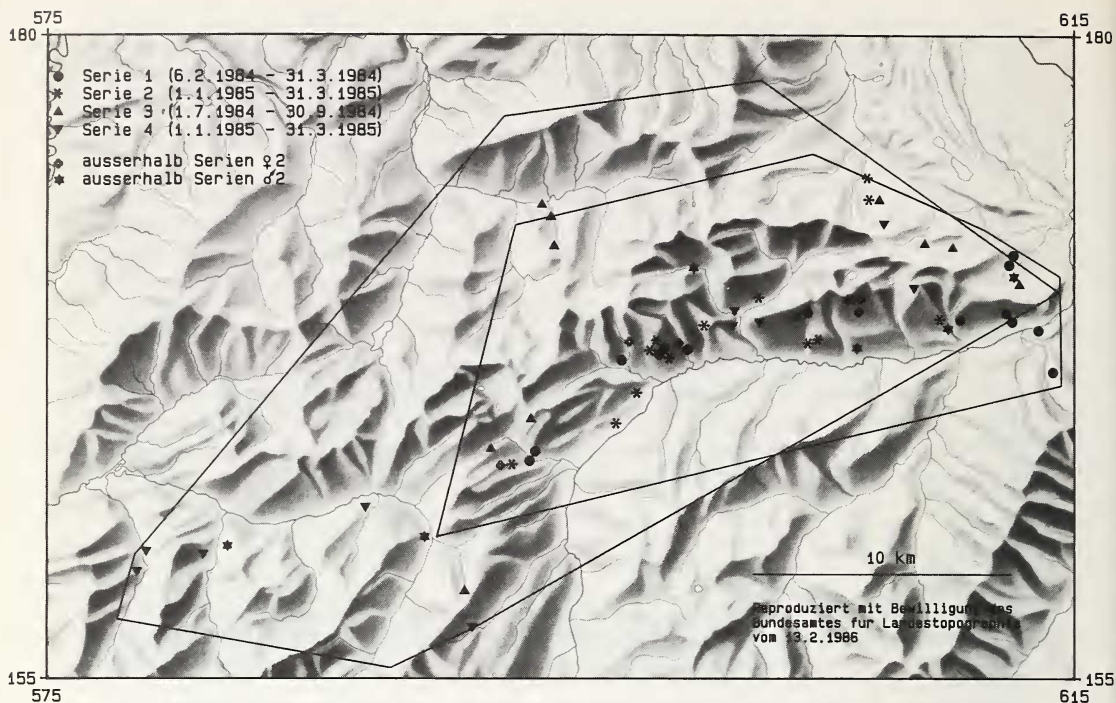


Abb. 1. Engeres Untersuchungsgebiet mit der Verteilung der Risse von W2 und M2. Ausgezogene Linien = Streifgebiet von W2 (225 km²) und M2 (425 km²). Die Symbole entsprechen den Beuteserien in Tab. 2 und 3

(*Aquila chrysaetos*), Rotfuchs (*Vulpes vulpes*) und allenfalls streunende Hunde Huftiere. Das ganze Gebiet wird vom Menschen bejagt.

Material und Methode

Im schwer begehrenen Gelände der Alpen läßt sich ein seltenes und heimliches Tier wie der Luchs nur mit Hilfe der Radiotelemetrie verfolgen. Vom März 1983 bis zum Oktober 1985 konnten wir im Hauptuntersuchungsgebiet in den Nordalpen 8 und im südlich anschließenden Kanton Wallis 2 Luchse einfangen (vgl. Tab. 1): sieben Weibchen (4 adulte, d.h. älter als 1 Jahr und 3 juvenile, d.h. noch nicht einjährige) und drei Männchen (2 adulte, 1 juveniles). Zwei Tiere (M1 und W1) gerieten in auf regelmäßig begangenen Wechsellern aufgestellte Kastenfallen, die übrigen acht Fänge und zwei Wiederfänge (M1 und W2) gelangen mit an frischen Rissen gesetzten Fußschlingen. Die Kastenfallen haben wir täglich kontrolliert, die Schlingen mit einem Alarmsystem aus einer Entfernung von wenigen hundert Metern dauernd überwacht. Gefangene Luchse wurden narkotisiert (mit 1–2 ml 10 % „Hellbrunner-Mischung“ aus Ketamin und Xylazin), mit dem 200–300 g schweren Halsbandsender ausgerüstet, gewogen und vermessen. Die Radiotelemetriekomponenten (Frequenzbereich 146–148 MHz) stammten von der Firma K. Wagener in Köln (BRD). Von den 10 eingesetzten Sendern verstummte einer schon nach einem Tag, zwei waren hingegen am 31. 12. 1985 (Abschluß der Datenaufnahme für diese Arbeit) seit fast zwei Jahren in Betrieb (Tab. 1). Drei Senderausfälle sind auf technische Defekte zurückzuführen, bei drei weiteren Verlusten kennen wir die Ursache nicht, können aber einen (illegalen) Abschluß der Luchse nicht ausschließen.

Die erste genaue Lokalisation (auf mindestens 100 Meter genau) innerhalb eines Tages bezeichnen wir als Tagespeilung. Von total 1451 Tagespeilungen fallen 90 % in die Zeit zwischen 6 Uhr und 18 Uhr, während der die Luchse mehrheitlich an Ort bleiben (= Tageslager). Die Umgebung der Tageslager wurde später nach Überresten von Mahlzeiten abgesucht. Um quantitative Daten über die Nahrungswahl zu erhalten, haben wir im relativ gut begehrenen Gelände des engeren Untersuchungsgebiets Beuteserien erstellt: Die dort mit Sendern ausgerüsteten Luchse (W2 und M2, vgl. Tab. 1) wurden während einer vorher bestimmten Zeitspanne täglich so genau wie möglich geortet, ihr

weiterer und – sobald sich das Tier aus dem Gebiet entfernt hatte – engerer Aufenthaltsraum nach Spuren, Nahrungsüberresten und Losung abgesehen. Im Winter ermöglichte das Verfolgen der Spuren im Schnee das Auffinden von Beuteresten, in der wärmeren Jahreszeit erwies sich für diese Arbeit der Einsatz eines Spürhundes als äußerst lohnend. Wenn immer möglich sammelten wir von den gerissenen Tieren den Kopf als Beleg (zur Bestimmung von Alter und Geschlecht), von nicht eindeutig identifizierbaren Nahrungsüberresten Haarproben. Das Alter der Rehe wurde anhand der Zahnabnutzung (RAESFELD 1978), dasjenige der Gemsen aufgrund der Hornwachstumsabschnitte bestimmt. Als Nutzungsdauer einer Beute gilt die Anzahl Tage, die der Luchs in ihrer Nähe weilte (Nutzungen mit Unterbrüchen sind sehr selten), beginnend mit dem Tag, an dem das Beutetier gerissen wurde (= Rißtag). Der genutzte Anteil der Beute wurde im Feld in 25 %-Stufen der zur Verfügung stehenden Fleischmenge geschätzt (Nutzung 100 % = ganzes Beutetier mit Ausnahme von Kopf, groben Knochen, Fell und Verdauungstrakt gefressen; vgl. Abb. 9).

Hinweise auf nicht gefundene (weil z. B. zu kleine) Beutereste vermitteln Kotanalysen. Die Exkremenente wurden im Feld anhand von Spuren am Fundort, Größe, Form und Geruch gesammelt. Losungen, die nicht mit absoluter Sicherheit dem Luchs zuzuordnen waren, haben wir später nur akzeptiert, wenn sie Luchshaare enthielten. Die Proben wurden ausgewaschen, nach Bestandteilen sortiert und getrocknet. Haare werden nur teilweise verdaut (vgl. JOHNSON und ALDRED 1982) und er möglichen – bei der relativ kleinen Zahl von in Frage kommenden Arten – mit genügender Sicherheit eine Artbestimmung. Identifikationsmerkmale sind Abdrücke der Cuticularstruktur (Form der Oberflächenschuppung), Markzellstruktur und Querschnitt; als Bestimmungshilfen dienen Vergleichspräparate und die Arbeiten von KELLER (1980, 1981a, 1981b) und DEBROT (1982). Um den Informationsgehalt von Losung beuteteil zu können, haben wir im Herbst 1985 im städtischen Tierpark Dählhölzli in Bern Fütterungsversuche mit einem Luchs durchgeführt: Das verabreichte Futter (Kleinsäuger, Geflügel, ganze Paarhufer) wurde mit

Tabelle 1
Radiotelemetrisch überwachte Luchse und gefundene Beutetiere

Luchse	M1 ad.	W1 ad.	W2 ad.	M2 ad.	W3 juv.	M3 juv.	W4 juv.	W5 ad.	W6 juv.	W7 ad.	total
Fangdatum	5. 3. 83	9. 3. 83	6. 2. 84	4. 3. 84	29. 2. 84	2. 4. 84	16. 4. 84	3. 3. 85	6. 3. 85	6. 10. 85	
Überwacht bis	5. 5. 84	11. 11. 83	30. 3. 85	31. 12. 85 ¹	31. 12. 85 ¹	3. 4. 84	31. 10. 84	31. 12. 85 ¹	1. 6. 85	31. 12. 85 ¹	
Gewicht	23,5	17,0	17,0	24,5	14,0	16,0	15,0	17,5	11,5	17,5	
Beutetiere											
Reh (<i>C. capreolus</i>)	3	2	21	12	4	1	3	1	1	—	48
Gemse (<i>R. rupicapra</i>)	1	2	7	14	4	—	—	1	1	—	30
Hauschaf (<i>Ovis domesticus</i>)	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	2
Feldhase (<i>Lepus capensis</i>)	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	3
Schneehase (<i>Lepus timidus</i>)	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	2
Murmeltier (<i>M. marmota</i>)	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	1
Eichhörnchen (<i>Sciurus vulg.</i>)	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Summe	4	5	33	28	9	1	3	2	2	1	88

¹ Zu diesem Zeitpunkt noch unter Kontrolle.

unverdaulichen Marken gekennzeichnet und abgesetzter Kot bei den mehrmals pro Tag erfolgten Kontrollen eingesammelt. In der vorliegenden Arbeit sind alle Losungen aus dem engeren Untersuchungsgebiet berücksichtigt.

An Unterlagen über die Wildbestände standen uns die detaillierten Statistiken über Strecke, Bestandserhebungen und Fallwild des Jagdinspektorats des Kantons Bern zur Verfügung sowie weitere kantonale Statistiken, zusammengefaßt durch das Bundesamt für Forstwesen. Informationen über Gelände und Vegetation des Untersuchungsgebiets lieferte der Informationsraster (eine Datenbank) des Bundesamtes für Statistik und eigene Auswertungen mittels Rasterpunkten auf den topographischen Karten Maßstab 1 : 25 000.

Verteilungen verschiedener Stichproben werden mit dem χ^2 -Test verglichen, Mittelwerte mit dem t-Test (SACHS 1984). Weitere verwendete statistische Tests sind im Einzelfall erwähnt. Als Sicherheitsschwellen gelten „signifikant“ ($P < 0.050$) und „hochsignifikant“ ($P < 0.010$).

Ergebnisse

Beutebelege

Von den überwachten Luchsen konnten insgesamt 88 Beutebelege sichergestellt werden (Tab. 1). 88,5 % der Risse betrafen Reh (48) und Gemse (30). Haustierte (Schafe) töteten die überwachten Luchse zweimal. 61 (69,3 %) der gefundenen Beuten stammten von W2 und M2, die sich beide im engeren Untersuchungsgebiet, hauptsächlich im Niedersimmental (Abb. 7) aufhielten. Während der Überwachungsdauer waren diese zwei Tiere offenbar im gemeinsam genutzten Gebiet (vgl. Abb. 1) die einzigen Luchse (abgesehen von den Jungen von W2, die das engere Untersuchungsgebiet Ende März 1984 verließen; 1984/85 hatte W2 keinen Nachwuchs), wie sich durch den Vergleich von Beobachtungen aus der Bevölkerung und den radiotelemetrischen Daten feststellen ließ (vgl. HALLER und BREITENMOSER 1986).

Von W2 und M2 haben wir als Ergänzung zu den gefundenen Rissen die Haare aus 31 Koten analysiert und dabei folgende Arten bestimmt: Luchs (in 28 Proben gefunden), Gemse (16), Reh (12), Feldhase (3), Murmeltier (1), Eichhörnchen (1), Waldmaus (1). Der Luchs scheint häufig eigene Haare auszuscheiden, die deshalb als zusätzliche Identifikationshilfe dienen können. 11 der in den Losungen nachgewiesenen Beuten (5 Rehe, 3 Gemen, je 1 Feldhase, Eichhörnchen und Waldmaus) sind dabei mit großer Wahrscheinlichkeit in der Liste der Direktfunde (Tab. 1) nicht enthalten, weil der letzte gefundene Riß eine andere Art betraf oder dieselbe Art in den vergangenen 8 Tagen nicht nachgewiesen wurde. Die Fütterungsversuche haben gezeigt, daß sowohl Haare als auch Federn in bestimm- oder erkennbarer Form im Kot erscheinen und Reste einer Mahlzeit (bzw. die beigegebenen Marken) nach 1–2, selten nach 3–4 Tagen gefunden werden. Kleinsäuger unter Eichhörnchengröße konnten nur in einem Fall nachgewiesen werden; Hinweise auf Vögel oder Raubsäuger als Beutetiere des Luchses fehlten vollständig. Unter Berücksichtigung der Direktfunde und der Belege aus den Kotanalysen liegen somit aus dem engeren Untersuchungsgebiet 73 Beutenachweise vor, die sich auf die Arten Reh (52,1 %), Gemse (32,9 %), Hausschaf (1,4 %), Feldhase (6,8 %), Murmeltier (2,7 %), Eichhörnchen (2,7 %) und Waldmaus (1,4 %) verteilen.

Räumliche Verteilung der Risse

Im engeren Untersuchungsgebiet hielten sich – bei weitgehender Überlappung der benutzten Gebiete – die beiden Luchse W2 und M2 auf. W2 bestrich während der Überwachungszeit eine Fläche von 225 km² (Polygon der äußersten Peilpunkte = Streifgebiet), M2 von 425 km². Der Anteil der von beiden Tieren benutzten Fläche an den Streifgebieten betrug 90,2 % (W2) bzw. 47,8 % (M2) (Abb. 1; vgl. HALLER und BREITENMOSER 1986). Die gefundenen Beutebelege (Tab. 1) lagen für W2 zu 90,9 % und für M2 zu 67,9 % innerhalb des gemeinsamen Gebiets.

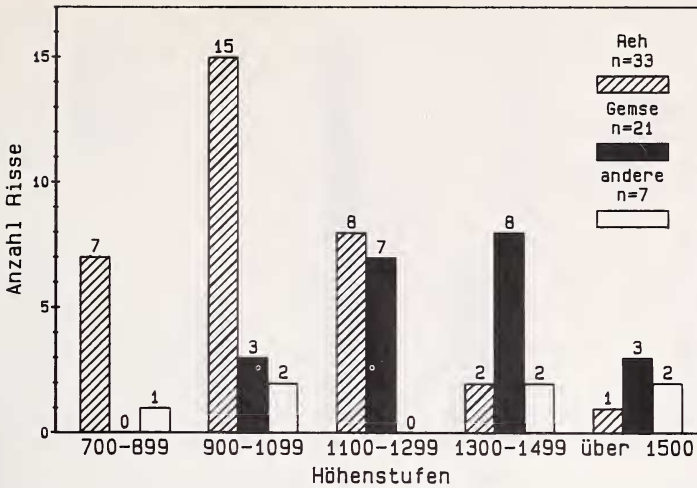


Abb. 2. Verteilung der Beutebelege von W2 und M2 auf die Höhenstufen

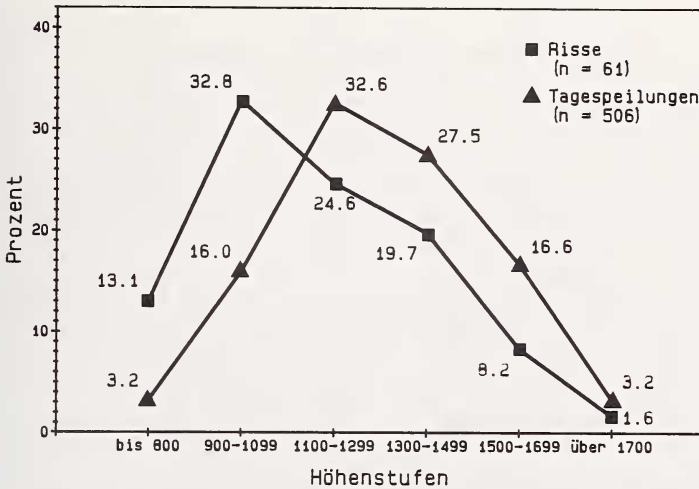


Abb. 3. Relativer Höhenvergleich der Tagespeilungen und der Beutebelege von W2 und M2

Zum Prüfen der (zweidimensionalen) Verteilungen der Rißfundorte (Abb. 1) wurden sie auf die Nord-Süd- bzw. West-Ost-Achse der Streifgebiete projiziert, klassiert und mit einer hypothetischen gleichmäßigen Verteilung und mit den Tagespeilungen verglichen. Die Rißfundorte wichen nicht signifikant von einer gleichmäßigen Verteilung ab (alle $P > 0.16$). Der Vergleich der Tagespeilungen (W2: $n = 295$, M2: $n = 263$) und der Risse zeigte nur für M2 in Nord-Süd-Richtung einen signifikanten Unterschied ($P = 0.020$): Im südlichsten Teil seines Streifgebiets machte M2 mehr Beute als nach der Aufenthaltshäufigkeit zu erwarten gewesen wäre (übrige $P > 0.21$).

Abb. 2 veranschaulicht die Verteilung der Risse von W2 und M2 auf die Höhenstufen. Die mittlere Fundorthöhe der Rehe (1024 m) lag hochsignifikant tiefer als die der Gemsen (1310 m) ($P < 0.001$). Die Fundorthöhe der erbeuteten Paarhufer für die zwei Luchse getrennt ergibt für M2 eine signifikante Differenz ($P < 0.001$), jedoch nicht für W2 ($P =$

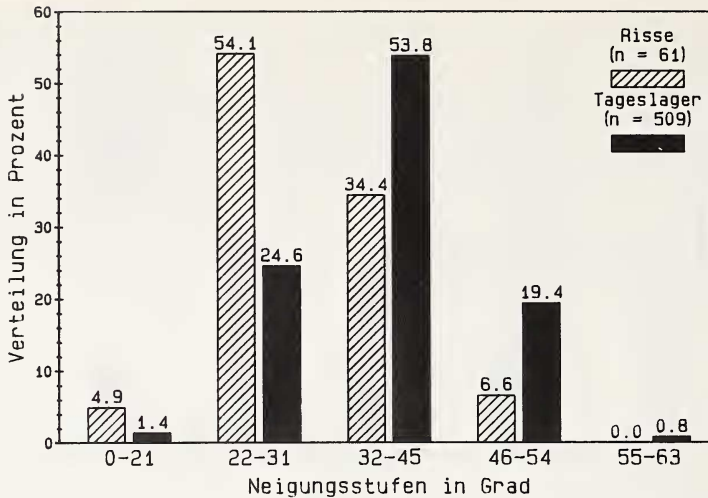


Abb. 4. Relative Verteilung der Beutebelege und der Tageslager von W2 und M2 auf die Neigungsstufen

0.102), das nur wenige Gemen reißt. Ein relevanter Unterschied zwischen den beiden Tieren besteht weder für die Höhenverteilung der Tagespeilungen ($P = 0.068$) noch für die der Beutebelege (alle Risse: $P = 0.391$, Rehe: $P = 0.962$, Gemen: $P = 0.161$). Hingegen lagen die Risse hochsignifikant ($P < 0.001$) tiefer als die Tagespeilungen (Abb. 3): Die durchschnittliche Fundorthöhe der Beutereste betrug 1150 m ü.M., die der zugehörigen Tageslager der Luchse am Rißtag 1236 m ü.M. ($n = 74$). Ein (allerdings nicht signifikanter) Unterschied zeigt sich auch zwischen den zu verschiedenen Jahreszeiten für M2 realisierten Beuteserien (Tab. 3): Sommer: Rißhöhe $\bar{x} = 1326$ m, Tageslager $\bar{x} = 1328$ m ($n = 11$); Winter: Rißhöhe $\bar{x} = 1239$ m, Tageslager $\bar{x} = 1260$ m ($n = 10$).

Überreste von Beuten liegen häufig im Bereich des unteren Waldrands, wo sich vor allem die Rehe oft aufhalten. Aus dieser auch von Menschen stark begangenen Zone zieht sich der Luchs tagsüber in die ruhigeren, steilen Hanglagen zurück (vgl. Abb. 7): Von den 61 Rissen von W2 und M2 lokalisierten wir 36,1 % in Zivilisationsnähe (näher als 500 m horizontal und 200 m vertikal an Dauersiedlungen oder regelmäßig befahrenen Straßen), von 509 Tagespeilungen hingegen nur 13,8 % (Verschiedenheit hochsignifikant, $P < 0.001$). Während die Beuten im engeren Untersuchungsgebiet überzufällig häufiger in Zivilisationsnähe lagen als nach dem Geländeangebot (ermittelt durch 281 Rasterpunkte) erwartet ($P = 0.025$), verhielt es sich mit den Tageslagern gerade umgekehrt ($P = 0.002$). Das Gelände um die Tageslager wies eine durchschnittliche Neigung von 41° auf, die Fundorte der von den beiden Luchsen erbeuteten Huftiere nur 34° ($P < 0.001$; Abb. 4). Sowohl die mittlere Neigung der Rißorte als auch die der Tageslager war steiler als die durchschnittliche Geländeneigung von 32° ($P = 0.004$ bzw. 0.003). Bezüglich der Verteilung der Risse und der Tageslager auf die Expositionen zeigten sich keine statistisch relevanten Unterschiede.

Bei den Tagespeilungen hielten sich die Luchse zu 92 %–97 % im Wald auf (W2: 92,6 % von 285, M2: 92,7 % von 233 Tagespeilungen). Die erbeuteten Tiere lagen häufiger außerhalb des Waldes: W2: 12 (36,4 %) von 33, M2: 11 (39,3 %) von 28 (Unterschiede zur Verteilung der Tageslager hochsignifikant mit $P < 0.001$). Die beiden Luchse verließen den Wald zum Beutemachen zwar etwa gleich oft, aber nicht gleich weit: Die Risse von M2 fanden wir durchschnittlich 203 m außerhalb des Waldes, die von W2 nur 45 m. Beutebelege innerhalb des Waldes waren für M2 im Mittel 209 m vom Waldrand entfernt, für W2 153 m. Die durchschnittliche Entfernung (Horizontaldistanzen) zwi-

schen Tageslager und Fundort der Beute am Reißtag betrug für alle Luchse 332 m (minimal 0 m, maximal 1850 m, $n = 72$). Der Unterschied zwischen W2 ($\bar{x} = 410$ m, $n = 31$) und M2 ($\bar{x} = 154$ m, $n = 25$) war signifikant ($P = 0.012$).

Luchse bewegen sich zum Jagen den Hangwaldgürtel entlang durch ihr Streifgebiet. Dabei werden zentrale Gebietsteile etwa einmal pro Monat, periphere Räume wesentlich seltener besucht (zur Raumnutzung vgl. HALLER und BREITENMOSER 1986). Dadurch gelangt der Luchs immer wieder in Gebiete, in denen er längere Zeit nicht gejagt hat. Die mittlere Distanz von einem erbeuteten Paarhufer zu den Rissen der letzten 10 Tage war für W2 5721 m ($n = 43$), für M2 9704 m ($n = 15$), zu denen der vergangenen 100 Tage 8345 m ($n = 145$) bzw. 14 359 m ($n = 103$) (vgl. auch Tab. 4). Im Niedersimmental konnten W2 und M2 (zufällig) kurz nacheinander in dasselbe Gebiet gelangen. Bei der Betrachtung der zeitlichen und räumlichen Entfernung einer Beute zum letzten Reiß des anderen Luchses zeigte sich eine hochsignifikante negative Korrelation ($r = -0.376$, $P = 0.009$, $n = 39$): Je weiter zurück der zuletzt gefundene Reiß des Artgenossen lag, desto näher war der Platz der Erbeutung. Dabei war die Korrelation stärker, wenn die beiden betrachteten Paarhufer-risse derselben Art angehörten ($r = -0.568$, $P = 0.021$, $n = 13$), und schwächer, wenn die Risse die jeweils andere Paarhuferart betrafen ($r = -0.260$, $P = 0.101$, $n = 26$). In 10 Fällen, in denen wir höchstens 10 Tage und 10 km vom letzten Reiß des anderen Luchses entfernt ein erbeutetes Huftier fanden, handelte es sich jedesmal um die andere Art („gleich“: „ungleich“ = 0:10, erwartete Verteilung = 4,7:5,3, Differenz signifikant mit $P = 0.013$).

Erbeutungsfrequenz, Nutzung und Beutewahl

Die vier Beuteserien (Tab. 2 und 3) vermitteln einen Eindruck von der Häufigkeit, mit der ein Luchs Beute reißt. In den Beuteserien sind alle während den Phasen der intensiven Überwachung gefundenen Risse berücksichtigt sowie vier Nahrungsbelege (2 Rehe, 1 Feldhase, 1 Eichhörnchen), die anhand der Kotanalysen nachgewiesen werden konnten und mit Sicherheit nicht mit einer der gefundenen Beuten identisch sind. Die Serien 2 bis 4 erstreckten sich jeweils über einen Zeitraum von drei Monaten, die erste Serie (Tab. 2a) nur über 55 Tage: Nach dem Fang von W2 (6. 2. 1984) stellte sich heraus, daß es zwei Jungtiere führte, was Gelegenheit bot, die Nahrungswahl einer Familie (= Weibchen mit Jungluchsen) zu betrachten. Eines der Jungtiere (W3) konnte am 29. 2. 1984 ebenfalls mit einem Sender ausgerüstet werden. Es (und offenbar auch der zweite Jungluchs) trennte sich am 30. 3. 1984 von seiner Mutter; das am 31. 3. gerissene Reh nutzte W2 allein. Die überwachten Jungtiere (W3 und W4) waren von Beginn ihrer Selbständigkeit an in der Lage, ebenfalls Paarhufer zu erbeuten.

Zu größeren Beutetieren kehrt der Luchs mehrmals zurück. Das erfolgt oft schon in der Dämmerung oder kurz nach Anbruch der Dunkelheit: Bei 10 Fängen an Rissen kamen die Luchse 7 Mal vor 2000 Uhr, zweimal zwischen 2100 und 2300 Uhr und nur einmal nach Mitternacht. Etwa ein Drittel der größeren Beuten (23 von 64 noch zu beurteilenden Fällen) waren mit Schnee, Laub oder Gras zugedeckt. Von einem vollständig genutzten Paarhufer bleiben nur Fell, Kopf, stärkere Knochen und der Verdauungstrakt übrig. Muskelfleisch, innere Organe (mit Ausnahme von Magen und Darm) und kleinere Knochen wie Rippen werden verzehrt (Abb. 9). Die in einer Nacht aufgenommene Nahrungsmenge war sehr unterschiedlich und lag zwischen einem und mehreren Kilo Fleisch. Ein adulter Luchs vermag ein Reh oder eine Gemse in 2 bis 3 Nächten vollständig aufzufressen (vgl. M2 in Tab. 3), vor allem dann, wenn er in unmittelbarer Nähe der Beute lagern kann. Selbst wenn er sich tagsüber zurückziehen muß, verweilt er während der Nacht oft längere Zeit am Reiß. Am 7. 4. 1983 hatte W1 eine Gemse erbeutet und ihr Tageslager 500 Meter entfernt in einem steilen, felsigen Hangwald gewählt. Am Abend um 2010 Uhr kehrte die Luchsin zur Beute zurück und fraß während einer Stunde (Abb. 8). Danach hielt sie sich in der unmittelbaren Umgebung auf und ging noch mehrmals an den

Tabelle 2
Beuteserien von W2 im Winter

Datum	Beutetier Art	Sex	Alter	Nutzung		Distanz zur letzten Beute		Beleg ¹
				Tage	Prozent	Meter	Tage	
a. Serie 1: W2 mit zwei Jungtieren vom 5. 2. 1984–31. 3. 1984								
6. 2.	Reh	M	1	2	25 ²	–	–	n
15. 2.	Reh	?	(1)	1	100	364	9	n
17. 2.	Gemse	?	1	2	100	4 769	2	n
20. 2.	Reh	W	2	2	100	1 718	3	n
25. 2.	Eichhörnchen	–	–	–	100	–	–	l
27. 2.	Gemse	M	13	2	100	9 025	7	n
28. 2.	Reh	M	1	2	50 ²	5 920	1	n
29. 2.	Reh	M	1	2	100	135	1	n
2. 3.	Reh	M	2	3	100	1 439	2	n
6. 3.	Gemse	?	1	1	100	4 829	4	n
7. 3.	Reh	M	4	2	100	493	1	n
12. 3.	Reh	W	2	1	25	7 568	5	n
21. 3.	Gemse	?	1	1	50	12 476	9	n
27. 3.	Reh	W	2	2	25 ²	1 861	6	n
31. 3.	Reh	M	1	4	100	2 050	4	n
b. Serie 2: W2 vom 1. 1. 1985–31. 3. 1985								
4. 1.	Reh	M	1	2	100 ³	–	–	n
6. 1.	Reh	W	2	5	100	2 419	2	n
11. 1.	Reh	W	3	5	100	3 545	5	n, l
25. 1.	Reh	?	?	?	?	–	–	l
27. 1.	Reh	W	2	2	100	12 434	16	n, l
20. 2.	Feldhase	–	–	1	75	17 598	23	n
23. 2.	Reh	M	1	1	25 ²	11 008	3	n
24. 2.	Reh	W	7	5	100	112	1	n
27. 2.	Reh	W	2	2	100 ³	35	3	n
9. 3.	Reh	W	1	1	50	6 103	10	n
9. 3.	Reh	W	7	0	0	25	0	n
16. 3.	Reh	W	1	2	50 ²	8 319	7	n
19. 3.	Feldhase	–	–	1	100	1 430	3	n, l
24. 3.	Reh	M	4	1	25	12 363	5	n
25. 3.	Gemse	?	1	2	100	950	1	n
¹ n: Beute gefunden, l: Haare der Beutetierart aus Kot isoliert. – ² Störung des Luchses an der Beute. – ³ Beute offenbar auch durch M2 genutzt.								

Kadaver. Um 0400 Uhr entfernte sie sich wieder hangaufwärts. In zwei Fällen (vgl. Tab. 2b und 3b) nutzten W2 und M2 während der Ranzzeit Beuten gemeinsam. Gerissen hatte die beiden Rehe offenbar W2, das sich schon vor dem Männchen am Rißort aufhielt. Am 20. 3. 1985 war M2 im Südwesten seines Streifgebiets ebenfalls mit mindestens einem weiteren Luchs an einer Beute (Tab. 3b); wir wissen nicht, ob M2 das Reh überwältigt hatte. Die durchschnittliche Anzahl Tageslager in Rißnähe beträgt für Einzelluchse 3,1 Tage (1 bis 7 Tage, n = 39), für mehrere Luchse (M und W während der Ranzzeit, W mit Jungluchsen) 1,8 Tage (n = 12).

Störungen des Luchses am Riß können die vollständige Nutzung verhindern. Bekannte Störungen sind in Tab. 2 und 3 gekennzeichnet. Sie kommen hauptsächlich in tieferen Lagen bei Rissen vor, die (auch) Drittpersonen finden: Im engeren Untersuchungsgebiet wurden 7 (13 %) von 54 gerissenen Rehen und Gamsen zufällig von der Bevölkerung entdeckt. Die mittlere Höhe der Zufallsfunde war 973 m ü.M., die der nur von uns erfaßten Beutebelege hingegen 1161 m (der Unterschied ist mit $P = 0.020$ statistisch relevant; Siegel-Turkey-Test, zitiert in SACHS 1984). Die „nicht entdeckten“ wurden zu

Tabelle 3

Beuteserien von M2 im Sommer und im Winter

Datum	Beutetier Art	Sex		Nutzung		Distanz zur letzten Beute		Beleg ¹
		Alter		Tage	Prozent	Meter	Tage	
a. Serie 3: M2 vom 1. 7. 1984–30. 9. 1984								
2. 7.	Gemse	?	1	2	100	—	—	n
8. 7.	Reh	M	3	3	75	22 360	6	n, l
26. 7.	Gemse	?	1	2	100	14 822	18	n
29. 7.	Reh	M	6	5	100	590	3	n, l
5. 8.	Gemse	?	1	2	100	1 638	7	n, l
12. 8.	Reh	W	1	3	100	18 181	7	n, l
20. 8.	Murmeltier	—	—	1	100	19 743	8	n, l
23. 8.	Murmeltier	—	—	1	100	1 895	3	n
4. 9.	Reh	W	1	3	100	17 878	12	n
9. 9.	Gemse	?	1	3	100	3 440	5	n
26. 9.	Reh	W	5	2	25	5 357	17	n
b. Serie 4: M2 vom 1. 1. 1985–31. 3. 1985								
4. 1.	Reh ³							
16. 1.	Gemse	W	6	4	100	—	—	n
24. 1.	Reh	W	1	4	100	5 620	12	n
31. 1.	Gemse	M	2	2	100	7 142	8	n, l
1. 2.	Feldhase	—	—	—	—	—	—	l
13. 2.	Gemse	W	6	2	25 ²	7 276	7	n, l
20. 2.	Gemse	?	1	3	100	21 646	13	n, l
27. 2.	Reh ³					(4 190)	7	
2. 3.	Gemse	?	?	2	100	12 821	3	n, l
9. 3.	Gemse	M	3	2	50	16 215	7	n, l
15. 3.	Gemse	M	3	5	100	21 711	6	n, l
20. 3.	Reh	W	2	1	? ⁴	3 180	5	n
29. 3.	Reh	?	?	?	?	—	—	l
30. 3.	Reh	M	4	3	100	840	10	n

¹n: Beute gefunden, l: Haare der Beutetierart aus Kot isoliert. – ² Störung des Luchses an der Beute. – ³ Nutzung von Beute von W2. – ⁴ Mehrere Luchse an der Beute.

Tabelle 4

Gegenüberstellung der Beuteserien¹

	Nutzung (%) der Paarhufer alle	Nutzung (%) der Paarhufer ohne Störungen	Anzahl Tageslager in Rißnähe	Tage pro Paarhufer	Distanz zwischen Paarhufern (Meter)
Serie 1 (W2 + Junge)	76,8	88,6	1,9	3,9	4 050
Serie 2 (W2)	70,8	77,5	2,1	7,5	5 871
Serie 3 (M2)	88,9	—	2,5	10,2	10 590
Serie 4 (M2)	86,8	93,8	2,8	7,5	10 630

¹ Vgl. Tab. 2 und 3. – ² Fälle, bei denen der Luchs an der Beute gestört wurde, ausgenommen.

72 % vollständig ausgenutzt, die „entdeckten“ nur zu 14 % (Differenz hochsignifikant, $P = 0.003$). Die durchschnittliche Nutzung von gerissenen Paarhufern in Zivilisationsnähe betrug 62 % (W2, $n = 15$) bzw. 75 % (M2, $n = 6$), die der weiter entfernten hingegen 88 % ($n = 16$) und 87 % ($n = 19$). Tab. 4 zeigt die vier Beuteserien im Vergleich. Die Fundfrequenz der Paarhufer betrug für Einzelluchse (Serie 2, 3 und 4) 7 bis 10 Tage, für

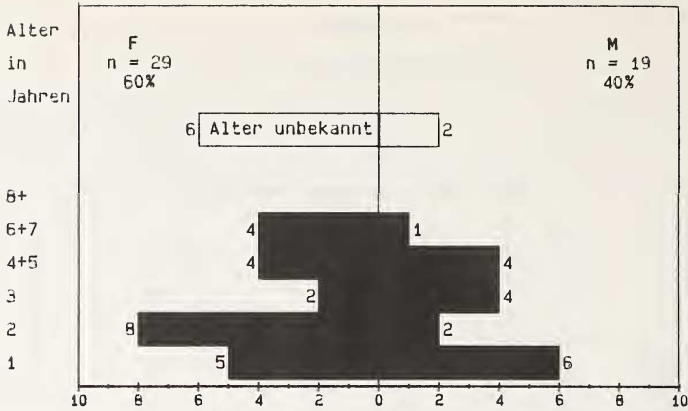


Abb. 5. Alters- und Geschlechterverteilung der erbeuteten Rehe. Von 8 Rissen konnte der für die Altersbestimmung benötigte Kopf nicht mehr gefunden werden

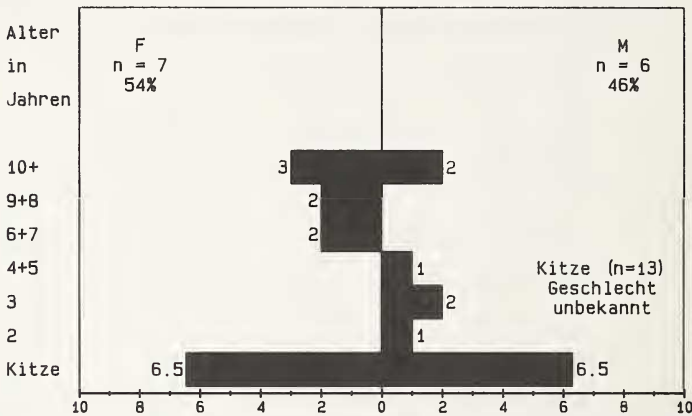


Abb. 6. Alters- und Geschlechterverteilung der erbeuteten Gemsen. Bei den Kitzen (bis einjährig) war eine Angabe des Geschlechts nicht möglich, da Geschlechtsmerkmale am Reiß bereits fehlten

W2 mit Jungen (Serie 1) nur 3,9 Tage. Von M2 fanden wir 12 gerissene Rehe und 14 Gemsen, von W2 hingegen 21 Rehe und 7 Gemsen. Die beiden Luchse unterschieden sich damit signifikant ($P = 0.030$) bezüglich der Häufigkeit, mit der sie die beiden Paarhuferarten erbeuteten. Abb. 5 und 6 geben die Alters- und Geschlechterverteilung der gerissenen Rehe bzw. Gemsen wieder. Die beiden Altersverteilungen sind hochsignifikant ($P < 0.001$) voneinander verschieden. Der Altersaufbau der gerissenen Rehe weicht nicht von einer zufälligen Auswahl aus einer Population ab (Vergleich mit den Daten von ANDERSEN 1953; $P = 0.392$), hingegen zeigen die erbeuteten Gemsen einen signifikanten Unterschied ($P = 0.032$) zum Altersaufbau der Gemsenpopulation des Berner Oberlands, wie er aus der langjährigen Strecke berechnet werden kann (BRÜLLHARDT 1983).

Diskussion

Nahrungsspektrum und Selektion

Reh und Gemse sind in unserem Untersuchungsgebiet die Hauptbeutetiere des Luchses (vgl. Tab. 1). Unter Berücksichtigung des durchschnittlichen Artgewichts (nach VAN DEN



Abb. 7. Das Niedersimmental, der südliche Teil des engeren Untersuchungsgebiets. Die bandförmigen Hangwälder waren häufiger Aufenthaltsraum von W2 und M2



Abb. 8. W1 an einer gerissenen Gemse (7. 4. 1983). Die Luchsin ging während vier Nächten an den Riß und fraß ihn dabei vollständig auf



Abb. 9. Vollständig genutzte Gemse. Risse, an denen der Luchs ungestört bleibt, werden meistens aufgesucht, bis nur noch Knochen, Fell und Darmtrakt übrig bleiben

BRINK 1975) beträgt ihr Anteil an der Nahrung der Luchse mehr als 95 %. Alle anderen nachgewiesenen Beutetierarten spielen für die Ernährung des Luchses bei uns eine untergeordnete Rolle. Hasen werden zwar gelegentlich gejagt, aber nicht so oft, wie ihre Abundanz erwarten ließe. Murmeltiere können nur erbeutet werden, wo sich die Kolonien im Bereich des vom Luchs regelmäßig begangenen Waldgürtels befinden, was im engeren Untersuchungsgebiet nur an einem Ort der Fall ist. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß Vögel nie und Kleinsäuger nur einmal als Beute nachweisbar waren. Rupfungen von Vögeln etwa in der Größe eines Birkhuhns sind so auffällig, daß sie bei der Nachsuche nicht übersehen würden; zudem müßten sie sich (ebenso wie Mäuse) in der Losung manifestieren. Der Luchs ist bei uns – entgegen oft geäußelter Hoffnungen oder Befürchtungen – als Jäger von Kleinsäufern und Bodenbrütern bedeutungslos. Hinweise für das Erbeuten anderer Raubtiere fanden wir keine. Die verbreitete Ansicht, der Luchs verfolge kleinere Nahrungskonkurrenten, ließ sich aufgrund der radiotelemetrischen Arbeit nicht bestätigen. Auch Rotwild fehlt in unserer Nahrungsliste; allerdings ist die Art im engeren Untersuchungsgebiet auch wesentlich seltener als in anderen Teilen des Alpenraums (RIGHETTI und HUBER 1983).

Während der Zeit der radiotelemetrischen Überwachung töteten W2 und W7 je ein Hausschaf. W2 fraß nur wenig vom Riß und kehrte nicht zurück, während W7 am Schafkadaver gefangen wurde. Dies war bisher der einzige erfolgreiche Fangversuch an einem Haustier, wo die Ausnutzung allgemein sehr schlecht ist. Obwohl Haustiere für die Ernährung der überwachten Luchse bedeutungslos waren, sei hier die Problematik der Schäden an Kleinvieh kurz angesprochen: Gefährdet für die Erbeutung durch den Luchs sind vor allem Schafherden und Ziegen, die auf z.T. abgelegenen Alpweiden gesömmert und nur gelegentlich kontrolliert werden. Vor der Wiederansiedlung des Luchses hatte sich der Schweizerische Bund für Naturschutz (SBN) bereit erklärt, während einer beschränkten Zeit Schäden an Haustieren zu vergüten, aber in den ersten Jahren blieben Verluste weitgehend aus (vgl. Tab. 5). Im Jahr 1980 und 1981 kam es zu Übergriffen auf Schafherden im östlichen Berner Oberland, nachdem dort in den Jahren zuvor zunehmend Luchse beobachtet und gerissene Wildtiere (vorwiegend Rehe) gefunden worden waren. Ab 1982 gingen die Schafverluste deutlich zurück. M1, das sich in den 14 Monaten seiner Überwachung hauptsächlich in diesem Gebiet aufhielt, hat offenbar nie ein Schaf gerissen. Wir nehmen an, daß Übergriffe auf Kleinvieh durch den Luchs im Zusammenhang mit seiner Populationsentwicklung stehen: Auf die Wiederbesiedlung folgt eine Phase der erhöhten Luchsdichte (ermöglicht durch die noch ungenügende Anpassung der Beutetiere an den neuen Feind), in deren Endphase vermehrt auch Haustiere gerissen werden (vgl. HALLER und BREITENMOSER 1986). In den meisten vom Luchs neu besiedelten Gebieten sank die Anzahl der Schäden nach einiger Zeit (Tab. 5).

Ein Luchs kann nur ausnahmsweise ein Tier überwältigen, das wesentlich größer ist als er selbst, z.B. einen ausgewachsenen männlichen Rothirsch (NOVÁKOVÁ und HANZL 1968). Gerissenes Rotwild ist aus Mitteleuropa sowohl von wiederangesiedelten Luchsen (z.B. Bayerischer Wald: WOTSCHIKOWSKY 1978; Slowenien: ČOP 1977; Steiermark: SOMMERLATTE et al. 1980; Kärnten: HONSIG-ERLENBURG 1984) als auch von autochthonen Tieren (z.B. slowakische Karpaten: HELL 1973) bekannt. Die Opfer sind vorwiegend Weibchen und Kälber, nämlich 4 bzw. 13 von total 18 Rissen, die HONSIG-ERLENBURG (1984) fand. Selbst die vom Luchs erbeuteten Rotwildkälber weisen eine schlechtere Kondition auf als von Wölfen oder Jägern getötete (OKARMA 1984). Bereits bei den Gemsen scheint eine gewisse Auswahl vorzuliegen: Unter den Rissen sind Kitze und alte Tiere – die schwächsten Populationsmitglieder – übervertreten (Abb. 6), während die Altersverteilung der gerissenen Rehe keine bevorzugte Klasse zeigt; der Anteil der jungen Tiere ist im Vergleich zu ihrem Anteil an der Population sogar eher gering (Abb. 5). Das Reh entspricht mit einem Lebendgewicht von 23,7 kg für adulte Böcke und 21,7 kg für adulte Geißen ziemlich genau dem Gewicht der Luchse (vgl. Tab. 1), die Gemse liegt

Tabelle 5

Vom Schweizerischen Bund für Naturschutz vergütete Haustierrisse¹ durch den Luchs

Kanton	Jahr 1973	1975	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985
Luzern	1	–	2	–	–	–	–	19	8	–	–
Obwalden		1	–	1	–	–	11	18	6	5	8
Bern					7	11	21	8	4	1	14
Uri							9	8	–	2	2
Wallis								8	5	26	
Freiburg								1	–	–	
Glarus										4	1
Summe	1	1	2	1	7	11	41	53	27	17	51

¹ Bis 1985 insgesamt 192 Schafe und 11 Ziegen.

hingegen deutlich darüber (adulte Böcke: 31,5 kg, adulte Geißen: 25,1 kg; Daten nach der Jagdstatistik des Kantons Bern 1985, Angaben für die Strecke im Niedersimmental; das Gewicht der ganz ausgewildeten Tiere wurde für den Aufbruch um $\frac{1}{3}$ erhöht). Die Tatsache, daß M2 mehr Gemsen reißt als das rund 30 % leichtere W2 weist ebenfalls darauf hin, daß Gemsen vom Luchs zwar regelmäßig, aber selektiv erbeutet werden.

Die Spezies *Lynx lynx* bejagt nicht in ihrem ganzen Areal vorwiegend Schalenwild. In Gebieten mit geringer Paarhuferabundanz können Hasen und (seltener) Rauhfußhühner und Kleinsäuger die entscheidende Nahrungsgrundlage bilden. Aus der UdSSR wird ein breites Nahrungsspektrum von Kleinsäufern und -vögeln bis zu Tieren in Elchgröße, aber auch Carnivoren, Haustiere und Aas aufgelistet (vgl. MATJUSCHKIN 1978; HEPTNER und NAUMOV 1980). Wo Schalenwild in geeigneter Größe fehlt, bilden meist Hasen die Nahrungsgrundlage, und die Abundanz des Luchses ist geringer (vgl. MALAFEEV und KRAYAZHIMSKIY 1984). Im Südosten Finnlands, wo das Reh nicht vorkommt, hat PULLIAINEN (1981) Hasen (*L. timidus* und *L. europaeus*) mit einem Anteil von 86,3 % des Mageninhaltsgewichts als die dominierende Nahrung von Luchsen ermittelt. In Schweden sind Reh und Rentier die Hauptbeuten (HAGLUND 1966; JONSSON 1980). Bevorzugung von Schalenwild zeigen auch die Magenanalysen von BIRKELAND und MYRBERGET (1980) für norwegische Luchse. Aus den Karpaten – woher die bei uns ausgesetzten Luchse stammten – werden Hasen (LINDEMANN 1956) und Rehe (VASILIU und DECEI 1964; HELL 1973) als Nahrungsgrundlage genannt.

Bei einer Gegenüberstellung der verschiedenen Arbeiten sind methodische Unterschiede zu berücksichtigen. MALAFEEV und KRAYAZHIMSKIY (1984) haben bei ihrer Studie der Herbst- und Winterernährung des Luchses im mittleren Ural verschiedene Erhebungsmethoden angewandt und miteinander verglichen. Sie fanden, daß Ausfahrten, Magenuntersuchungen und Kotanalysen zu recht übereinstimmenden Resultaten führten (Korrelationskoeffizienten zwischen 0.955 und 0.851), während das Resultat von Befragungen (Sammeln von Zweithandbeobachtungen) deutlicher abwich (bester Korrelationskoeffizient 0.732). Da meistens nur wenige Arten oder Artengruppen den quantitativ entscheidenden Anteil der Nahrung bilden, glauben wir, daß trotz verschiedener Methoden ein Vergleich gerechtfertigt ist.

Nach unseren Daten ist der Anteil der Paarhufer an der Nahrung des Luchses größer als in den meisten erwähnten Untersuchungen. Ausschlaggebend dafür dürfte sein, daß bei uns mit der Gemse eine zweite Ungulatenart in adäquater Größe zur Verfügung steht und die Schalenwildabundanz hoch ist. (Raub-)Tiere sind darauf selektioniert, ihre Nahrungsaufnahme zu optimieren (zu Ernährungsstrategien vgl. KREBS et al. 1983). Man darf erwarten, daß ein Luchs bei vergleichbarem Aufwand von zwei Beutetieren das größere, mehr Nahrung versprechende überwältigt. KREBS und DAVIES (1981) stellen ein quantitatives Wahlmodell zwischen großer und kleiner Beute vor, das postuliert, daß ein Räuber sich auf die profitablere Beute spezialisieren sollte, wenn diese häufig genug vorkommt, und zwar unabhängig von der Abundanz der weniger ertragreichen Beute. Der qualitative Vergleich mit unseren Daten scheint die Modellvoraussage zu bestätigen: Die potentiellen Beutetiere des Luchses sind bezüglich ihrer Körpergröße diskret verteilt; unterhalb von Reh und Gemse folgen die etwa hasengroßen Tiere, die zwar nicht selten, aber bei beachtlichem Bejagungsaufwand viel weniger ergiebig sind. Noch schlechter ist das Verhältnis von Aufwand und Ertrag bei der Bejagung von Kleinsäufern, die – trotz zeitweise sehr gutem Angebot – offenbar nur bei günstiger Gelegenheit erbeutet werden. Die vorliegenden Arbeiten zeigen denn auch, daß der europäische Luchs ein ausgesprochener Schalenwildjäger ist, sobald Paarhufer geeigneter Körpergröße (z.B. das Reh) in ausreichender Dichte auftreten.

Damit unterscheidet sich *Lynx lynx* vom Pardelluchs (*Lynx pardina*), der zweiten in Europa heimischen Luchsart. In der Coto Doñana erbeutet der Pardelluchs zu 79,2 % Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) (DELIBES 1980; DELIBES und BELTRÁN 1984). Der

Pardelluchs ist deutlich kleiner als unser Luchs (Gewicht nach DELIBES und BELTRÁN 1984 9–15 kg). Offenbar ist die ökologische Stellung der Art eine andere, was sich z. B. auch in den bedeutend kleineren individuellen Lebensräumen manifestiert (vgl. HALLER und BREITENMOSER 1986). Die unterschiedliche Stellung hat möglicherweise phylogenetische Gründe (WERDELIN 1981). Die beiden nordamerikanischen Arten *Lynx rufus* und *Lynx canadensis* sind ebenfalls wesentlich leichter als unser Luchs (5 bis 15 kg, LEOPOLD et al. 1984) und jagen entsprechend kleinere Beutetierarten. Beim Kanadaluchs besteht eine außerordentliche Abhängigkeit vom Schneeschuhhasen (*Lepus americanus*), der in Gradationsjahren bis 95 % der Nahrung ausmacht (VAN ZYLL DE JONG 1966; BRAND und KEITH 1979; PARKER et al. 1983). Der südlicher lebende Rotluchs scheint häufiger Ungulaten (v. a. *Odocoileus* sp.) zu überwältigen, aber auch in seiner Nahrung bilden Lagomorphen (*Sylvilagus* sp., *L. americanus*) die Hauptkomponente (FRITTS und SEALANDER 1978; JONES und SMITH 1979; LITVAITIS et al. 1984).

Die kleineren Paarhuferarten der nearktischen Region (*O. hemionus*, *O. virginianus*, *Antilocapra americana*) sind durchweg größer als unser Reh oder die Gemse, und damit für die kleineren Luchse nur schwer zu erbeuten. Hingegen bilden diese Ungulaten die Hauptopfer vom Puma (*Puma concolor*), der in dieselbe Gewichtsklasse fällt. Die Nahrungswahl des Puma (vgl. HORNOCKER 1970; SHAW 1977; ACKERMAN et al. 1984) weist bemerkenswerte Parallelen zu der des europäischen Luchses auf; sie nehmen offensichtlich den vergleichbaren ökologischen Status des Spitzenprädatoren aus der Familie der Felidae ein. Koadaptation zwischen dem Raubtier und den kleinen Huftierarten einerseits und Konkurrenz zwischen den Katzenartigen andererseits haben offenbar dazu geführt, daß der Luchs – vor allem im westlichen Teil seines Areals – zum Schalenwildjäger geworden ist, während Pardelluchs, Kanadaluchs und Rotluchs auf ein tieferes trophisches Niveau ausweichen mußten (vgl. dazu die Ausführungen von PULLAINEN 1981 und die Arbeit über die Evolution der Gattung *Lynx* von WERDELIN 1981).

Unterschiede zwischen W2 und M2

W2 und M2 nutzten im engeren Untersuchungsgebiet weitgehend dieselbe Fläche und damit ein identisches Nahrungsangebot. Trotzdem zeigten sie überzufällige Differenzen in der Nahrungswahl und -nutzung, bei denen allerdings nicht zu entscheiden ist, ob individuelle oder geschlechtsspezifische Faktoren dafür verantwortlich sind.

M2 erbeutete mehr Gemsen als Rehe, während bei W2 nur jeder vierte gerissene Paarhufer eine Gemse war. Weder die räumliche Verteilung der Risse über die Fläche noch die Verteilung der Tagespeilungen auf die Höhenstufen zeigen relevante Differenzen; deshalb nehmen wir an, daß die beiden Luchse eine unterschiedliche Auswahl trafen. Da sich Rehe wesentlich häufiger im Bereich menschlicher Aktivitäten aufhalten, beeinflusste die unterschiedliche Beutewahl auch den Nutzungsgrad: W2 nutzte die Paarhuferrisse weniger gut aus. Darüber hinaus schien aber W2 allgemein vorsichtiger zu sein als das Männchen. M2 hat gelegentlich in erstaunlicher Nähe von Siedlungen oder stark frequentierten Straßen Beute mehrmals aufgesucht. Ähnliche Erfahrungen machten wir mit M1, das z. T. trotz massiver und wiederholter Störungen zu Rissen zurückkehrte. W2 zog sich tagsüber weiter von der Beute zurück, obwohl diese viel näher am Waldrand lag. W2 wurde auch seltener gesehen als M2: von 9 Direktbeobachtungen der Bevölkerung im Niedersimmental betrafen 6 das Männchen und nur 3 W2. Dies könnte jedoch auch im Zusammenhang mit dem größeren Wohngebiet und den rascheren Verlagerungen von M2 stehen (vgl. HALLER und BREITENMOSER 1986).

Geschlechtsspezifische Unterschiede bezüglich der Raumnutzung sind von verschiedenen Katzenarten bekannt. Häufig überlagert das Wohngebiet eines Männchens mehrere von Weibchen (vgl. HALLER und BREITENMOSER 1986). Für die Tiere, die zwar als potentielle Geschlechtspartner, aber solitär im selben Gebiet leben, ist es dabei nachteilig,

wenn sie als gegenseitige (Nahrungs-)Konkurrenten auftreten. PULLIAINEN (1981) nennt zwei mögliche Gründe für den deutlichen Geschlechtsdimorphismus der (nördlichen) Luchse: Einerseits könnte durch die unterschiedliche Körpergröße ein breiteres Nahrungsspektrum genutzt und damit die intraspezifische Konkurrenz vermindert werden. Andererseits vermöchten Weibchen durch geringeres Gewicht den persönlichen Energiebedarf zu reduzieren und damit mehr Energie für die Fortpflanzung und einen größeren Nahrungsanteil für die Fütterung der Jungen aufzuwenden. Die Männchen würden infolge der Konkurrenz um die Weibchen auf Größe selektioniert. Die unterschiedliche Beutewahl von W2 und M2 läßt vermuten, daß Geschlechtsdimorphismus bei der Ernährungsstrategie eine Rolle spielt, obwohl bei polygamen Arten Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen eher als Folge sexueller Selektion angesehen werden (vgl. KREBS und DAVIES 1981). FRITTS und SEALANDER (1978) und LITVAITIS et al. (1984) haben am Rotluchs gezeigt, daß Weibchen neben Kaninchen häufiger kleinere Beutetiere (Mäuse und Ratten), Männchen hingegen größere (Schalenwild) reißen.

Nahrungsbedarf

Einzelluchse hatten am häufigsten 2 bis 4 Tageslager in der Nähe der Risse (Tab. 4). Die eigentliche Nutzung der Beute dürfte in vielen Fällen einen Tag länger erfolgt sein; meistens war nicht zu beurteilen, ob der Luchs in der Nacht des Weggehens nochmals an der Beute war. Wir verfügen auch nicht über quantitative Angaben zum Verlauf der Beutenutzung; um Störungen am Riß möglichst zu vermeiden, geschah das Suchen und Behändigen der Beutebelege meistens erst, nachdem sich der Luchs endgültig entfernt hatte. Offenbar erfolgte die Nahrungsaufnahme – bei stark schwankenden Portionen pro Mahlzeit – sehr diskontinuierlich. Raubkatzen können nach reichlichen Mahlzeiten eine Pause von mehreren Tagen einlegen. Das zeigt auch der Anteil leerer Mägen von 10 %, 15 % und 26 % in den Untersuchungen von BIRKELAND und MYRBERGET (1980), PULLIAINEN (1981) und HELL (1973). Der große Unterschied zwischen der Anzahl Tage pro Paarhufer und der Anzahl Tageslager in Rißnähe (Tab. 4) bringt dies zum Ausdruck, obwohl wir wissen, daß die Beuteserien (Tab. 2 und 3) nicht ganz vollständig sind. Gelegentlich verhinderten schwierige meteorologische und topographische Bedingungen (Lawinengefahr) das Finden eines vermuteten Risses. Nach dem Verlauf der Peilungen (Abfolge der Tageslager) nehmen wir an, daß wir in Serie 1 höchstens 6, in der zweiten Serie 2, in der dritten 3 und in der vierten 2 Schalenwildrisse nicht gefunden haben. Wenn wir zudem die zwei von W2 und M2 gemeinsam genutzten Rehe (Tab. 2b und 3b) unter den beiden Luchsen aufteilen, erhalten wir folgende geschätzte Erbeutungsfrequenz für Paarhufer: Serie 1 (Familie Winter): 2,7 Tage/Paarhufer; Serie 2 (W2 Winter): 6,4 T/P; Serie 3 (M2 Sommer): 7,7 T/P; Serie 4 (M2 Winter): 4 T/P. Daraus resultiert eine mittlere Zeit von 6,6 Tagen pro Paarhufer (= 55 Ungulaten pro Jahr und Luchs) für die beiden adulten Luchse alleine, 5,3 T/P bei Berücksichtigung der Familie (= 66 Tiere pro Jahr und Luchs). Wir vermuten, daß ein Luchs im schweizerischen Nordalpenraum im Jahr ungefähr 60 Paarhufer reißt.

Die im Niedersimmental (engeres Untersuchungsgebiet) auf der Herbstjagd 1985 erlegten Huftiere hatten folgende Durchschnittsgewichte: Rehbock: 23,7 kg, Rehgeiß: 21,7 kg, Rehkitz: 14,5 kg; Gemsbock: 31,5 kg, Gemsgeiß: 25,1 kg, Gemskitz: 19,1 kg (Jagdstatistik des Kantons Bern; für den Aufbruch wurden 25 % des Gewichts addiert). Die geschätzten 60 Paarhufer auf die beiden Arten, Altersklassen und Geschlechter der Risse (Abb. 5 und 6) verteilt und mit den entsprechenden Gewichten multipliziert ergibt eine Summe von 1297 kg Schalenwild/Jahr. Der nutzbare Anteil beträgt ca. 55 % (Muskel- fleisch, Herz, Lunge, Leber; nach RAESFELD 1978), d. h. 713 kg. Bei einer durchschnittlichen Nutzung von rund 80 % (Tab. 4) verbraucht ein Luchs pro Jahr etwa 570 kg Fleisch

oder 1,6 kg/Tag. Dieser Wert ist eher zu hoch, weil auf der Herbstjagd erlegte Tiere schwerer sind als der Jahresdurchschnitt der Population. Bei einem Fütterungsversuch im Tierpark Dählhölzli in Bern hat ein junges Luchsmännchen an einem Reh pro Nacht 1,1, 1,4 und 1,6 kg gefressen. Nach MATJUSCHKIN (1978) braucht ein erwachsener Luchs im Moskauer Zoo täglich 1,5–2,3 kg Fleisch mit Knochen. HELL (1973) fand in den untersuchten Mägen meistens 0,5–1,0 kg Fleisch, nur in einem Fall 3,2 kg. EISFELD (1978) berechnete für einen ausgewachsenen Luchs den Erhaltungsbedarf auf 1,1 kg Fleisch/Tag und den jährlichen Konsum auf 50 Rehe. Diese theoretischen Werte stimmen recht gut mit unserem aufgrund der Felddaten geschätzten Bedarf überein, wenn man berücksichtigt, daß die Ausnutzung im Freiland nicht 100 % beträgt.

Eingriff in die Beutetierpopulationen

Katzen führen (mit Ausnahme von Löwe *Panthera leo* und Gepard *Acinonyx jubatus*) eine einzeltierische Lebensweise. Die Mitglieder einer Population sind im allgemeinen gleichmäßig verteilt mit z. T. beträchtlichen individuellen Lebensräumen. Die Wohngebiete können sich zwar überlappen – vor allem solche von Männchen und Weibchen –, die einzelnen Tiere weichen sich aber außerhalb der Paarungszeit aus. Der Luchs steht hier in einer Reihe mit Puma, Jaguar (*Panthera onca*) und Tiger (*Panthera tigris*) (HALLER und BREITENMOSE 1986). Ausschlaggebend für das Einzelgängertum ist die Ernährungsstrategie dieser Raubtiere: Sie bejagen in deckungsreichem Gelände Huftiere, die die Körpergröße des Prädatoren nicht wesentlich überschreiten und von einer einzelnen Katze überwältigt werden können. Sie pirscht sich möglichst nahe an ihr Opfer heran und versucht, es mit wenigen Sprüngen zu erreichen (vgl. HAGLUND 1966). Entscheidend für den Erfolg dieser Jagdweise ist der Überraschungseffekt. Es ist charakteristisch für die solitären Katzen, daß sie nach einem erfolglosen ersten Ansturm das Beutetier kaum weiter verfolgen. Wahrscheinlich führt eine beträchtliche Zahl der Pirschgänge überhaupt nicht zu einem Angriff, weil das Raubtier frühzeitig bemerkt wird. Der Überraschungseffekt kann nur erzielt werden, wenn die ausgewählten Opfer unaufmerksam sind. Sobald die Anwesenheit des Raubtieres entdeckt ist, reagieren die potentiellen Beutetiere mit erhöhter Wachsamkeit. Sie vermögen sich dann durch rechtzeitige Flucht oder Rückzug an sichere Standorte – etwa in steilere Gebiete, wo der Luchs weniger gut jagen kann (siehe oben) – vor weiteren Angriffen zu schützen. Das Raubtier hat nun vorübergehend wesentlich geringere Aussichten auf einen Jagderfolg, nämlich bis die erhöhte Aufmerksamkeit der Beutetiere abgeklungen ist (CHARNOV et al. 1976).

Hier liegt ein wichtiger Grund für die sehr großen Wohngebiete unserer Luchse (96 bis 450 km²): Durch den relativ schmalen Waldgürtel im Hauptuntersuchungsgebiet dehnt sich das Jagdgebiet des Luchses fast linear aus (Abb. 7). Er wandert den Waldgürtel entlang, und bis er wieder zum Ort seiner letzten Jagd zurückkehrt, hat sich die erhöhte Alarmbereitschaft der Huftiere abgebaut. Entsprechend groß sind die Distanzen zwischen den erbeuteten Paarhufern (Tab. 4). Verständlicherweise streben denn auch im gleichen Gebiet lebende Luchse bei (zufälliger) Annäherung auseinander (HALLER und BREITENMOSE 1986): Jeder Luchs hat ein jagdstrategisches Interesse daran, sich entfernt von Artgenossen aufzuhalten. Wenn W2 und M2 in relativ geringem zeitlichem Abstand nacheinander im selben Gebiet jagten, wurde die vom ersten Luchs nicht erbeutete (und damit weniger beunruhigte) Paarhuferart gerissen. Dieser Ausweicheffekt wird verstärkt durch die unterschiedliche Bevorzugung der beiden Huftierarten. Die Verteilung der Risse von W2 und M2 im engeren Untersuchungsgebiet zeigt, wie gleichmäßig der Luchs sein Gebiet bejagt. Nur im südlichen Teil seines Streifgebiets hatte M2 mehr Beute gerissen als aufgrund der Aufenthaltshäufigkeit zu erwarten war – in dem Gebietsteil, wo W2 nicht auftrat (Abb. 1). Durch die Gleichmäßigkeit der Bejagung wird pro Flächen-

einheit eine minimale Bejagungsdichte und damit eine „maximale Seltenheit des Raubtiers“ erreicht: Eine optimale Strategie, um den notwendigen Überraschungseffekt sicherzustellen.

Die benutzte Fläche wird am unmittelbarsten bei einem führenden Weibchen durch die Verfügbarkeit der Nahrung bestimmt. Es ist während der Jungenaufzucht gezwungen, vorübergehend stationär zu bleiben und sich später kleinräumiger zu bewegen. Solche Ereignisse können sich durchaus manifestieren: Als im Sommer 1985 W3 in der Gegend von Saanen (westliches Berner Oberland) Junge warf, teilten uns einheimische Jäger mit, die Gamsen seien dort „besonders wild“. Die Abstände zwischen den Rissen von W2 mit Familie sind deutlich geringer als für W2 alleine (Tab. 4). Da die Luchsin aber auch in dieser Phase ihr ganzes Gebiet benutzte (HALLER und BREITENMOSER 1986), dauerte es länger, bis sie wieder am gleichen Ort jagte. Der Jagdaufwand für ein führendes Weibchen dürfte nicht nur wegen des gesteigerten Nahrungsbedarfs, sondern auch wegen der erhöhten Bejagungsdichte größer sein und eine gewisse Minimalfläche bedingen, die es sinnvollerweise auch bestreicht, wenn es keine Jungen hat. Die Ernährungsstrategie ist aber nicht alleine verantwortlich für die Größe des benutzten Gebiets. Die Männchen streifen z.B. weiter umher, weil sie offenbar mit mehreren Weibchen in Kontakt stehen (HALLER und BREITENMOSER 1986).

Mangelnde Erfahrung mit dem (neuen) Feind hat dem Luchs unmittelbar nach seiner Rückkehr ermöglicht, leichter Beute zu machen. Die anpassungsfähigen Raubtiere wußten Konzentrationen von Beutetieren, die größeren Jagderfolg versprachen, auszunutzen. Im Hauptuntersuchungsgebiet haben die Luchse in den ersten Jahren nach ihrer Rückkehr gehäuft Rehe an Winterfütterungen überwältigt (BREITENMOSER 1982). Bei vielen der Risse waren nur die „besten Stücke“ gefressen; allerdings fehlen hier die objektiven (radiotelemetrischen) Vergleichsdaten, denn auch heute ist die Ausnutzung der von der Bevölkerung gefundenen Beuten unterdurchschnittlich. Dieser anfänglich leichte Nahrungserwerb hatte offenbar auch Auswirkungen auf die räumliche Organisation der initialen Luchspopulation, in der die Dichte größer war (HALLER und BREITENMOSER 1986). Die Beutetierpopulation hat sich unter dem Bejagungsdruck so verändert, daß dem Raubtier das Jagen zunehmend schwerer fiel. Dabei brauchte die Änderung nicht ausschließlich in der Verringerung der Population zu bestehen (die zweifellos lokal auch eingetreten ist), sondern erfolgte ebenso über ein Anpassen des Verhaltens der Beutetiere. Den zeitweilig stärkeren Einfluß des Luchses nach seiner Wiedereinwanderung auf die Rehpopulation dokumentiert auch HAGLUND (1966) anhand des Verlaufs der Rehstrecke in einem Gebiet in Südschweden.

Wir nehmen an, daß nach der vorübergehend höheren Luchsdichte in der ersten Zeit nach der Rückkehr nun mit den großen Streifgebieten und der geringen Individuenzahl im Hauptuntersuchungsgebiet die langfristig zu erwartenden etablierten Verhältnisse eingetreten sind. Die Ausdehnung der Wohngebiete wird – neben gebietsspezifischen Faktoren wie Topographie, Waldfläche, menschliche Besiedlung – vor allem durch die Ernährungsstrategie bestimmt. Hier stellt sich die Frage nach der Stabilität des Systems von Luchs und Beutetieren. Aus Nordamerika und aus Sibirien wird ein zyklischer oder mindestens stark schwankender Verlauf der Luchspopulation beschrieben. Dabei beeinflussen die (zyklischen) Bewegungen der Populationen der Hauptbeutetiere die Luchsabundanz. Schalenwildbestände (die bei uns die Nahrungsgrundlage für die Luchse bilden) sind wesentlich beständiger als Nager- oder Lagomorphenpopulationen; die Stabilität wird zudem durch die menschliche Jagd gefördert. KREBS (1978) führt aus, daß Räuber-Beute-Systeme oft stabil sind, obwohl viele entsprechende Modelle eine Oszillation voraussagen. Verantwortlich für die Stabilität ist die Koadaptation zwischen Jägern und Gejagten, die dort am stärksten wirkt, wo der Räuber die Abundanz der Beutetiere beeinflusst. Raubtiere zeigen häufig territoriale Verhaltensweisen, was eine Limitierung der eigenen Dichte bewirkt. Nun dürfen wir den Luchs nicht als territorial bezeichnen, weil der Ausdruck eine – bisher

nicht nachgewiesene (MATJUSCHKIN 1978) – Intoleranz gegen Nachbarn impliziert, aber die Raumbelugung der Population (vgl. HALLER und BREITENMOSER 1986) entspricht der einer territorialen Art. Ein weiterer Faktor könnte die Stabilität des Luchs-Beute-Systems beeinflussen: Im Alpenraum bejagt die Raubkatze sowohl das Reh als auch die Gemse. Im engeren Untersuchungsgebiet ist die Abundanz der beiden Arten vergleichbar; als Luchsbeute treten sie in einem Verhältnis von 3:2 (Reh:Gemse) in Erscheinung (Tab. 1). MURDOCH und OATEN (1975) besprechen ein 2-Beute-System, das postuliert, daß der Räuber bei Veränderung des Dichteverhältnisses der beiden Beutearten einen überproportionalen Anteil seiner Nahrung durch Erbeuten der häufigeren Art decken wird (switching). Die Autoren belegen, daß switching zu erwarten ist, wenn bei Gleichheit des Angebots die durchschnittliche Bevorzugung (einer der beiden Beutearten) klein ist, die individuellen Präferenzen der Räuber aber stark variieren. Genau dieser Fall liegt bei W2 und M2 im engeren Untersuchungsgebiet vor. Es ist zu erwarten, daß die Gemse zur ausschließlichen Beute werden kann, wenn das Reh selten ist. Der Luchs scheint bei der Bejagung von Rehen und Gamsen zu „switchen“, und switching fördert die Stabilität eines Systems, wie MURDOCH und OATEN hervorheben.

Kooperativ jagende Raubsäuger wie Löwen, Wölfe (*Canis lupus*) oder Fleckenhyaänen (*Crocuta crocuta*) vermögen größere Beutetiere zu überwältigen als die einzelgängerischen Katzen (vgl. MECH 1970; KRUK 1972). Wölfe und Hyänen lokalisieren ihre Opfer olfaktorisch oder optisch und verfolgen sie z. T. über längere Distanzen. Flucht, Verteidigung (der Jungtiere durch die Adulten) und Zusammenstehen in Herden sind geeignete Abwehrmaßnahmen gegen diese Angreifer. Gemeinsam jagende und hetzende Raubtiere üben eine offensichtliche selektive Wirkung aus: Sie fördern in ihren potentiellen Beutetieren z. B. Körperstärke oder Geschwindigkeit, beeinflussen aber auch Verhaltenselemente wie das Gruppenbilden.

Ein solitärer Überraschungsjäger wie der Luchs bewirkt keine so augenfällige Selektion. Sein unerwarteter Angriff läßt dem Opfer gar nicht Zeit, sich durch Kampf oder Flucht als besonders stark zu erweisen. Im deckungsreichen Gelände kann ein Reh dem sich optisch und akustisch orientierenden Luchs entgehen, wenn es sich vorsichtig verhält. Eine Gruppe ist dabei auffälliger als Einzeltiere. Die Wirkung des Luchses dürfte deshalb – im Gegensatz zu kooperativen Räubern – eher ein Zerstreuen der Beutetiere sein (vgl. PULLIAM und CARACO 1984). Die Auslese erfolgt wohl nach subtileren und weniger gut meßbaren Kriterien als Kondition und Alter. Auch Qualität und Ausprägung von Sinnesleistungen und Verhalten beeinflussen die Aufmerksamkeit und damit die Überlebensfähigkeit eines Individuums (behavioural selection, vgl. OKARMA 1984).

Den Praktiker, der die Paarhufer selbst nutzen oder den von ihnen verursachten Schaden verringern möchte, interessiert jedoch vor dem qualitativen der quantitative Eingriff des Luchses. Wir vergleichen im folgenden unsere Angaben zum Luchsbestand im Untersuchungsgebiet (HALLER und BREITENMOSER 1986) und die Schätzungen des Nahrungsbedarfs mit den verfügbaren Daten zur Schalenwildpopulation (Jagdstatistik und Bestandesaufnahmen des Jagdinspektorats des Kantons Bern). Bei der Umrechnung der statistischen Angaben auf die Bezugsfläche dienen die Anteile von Ödland, Wald und Weide der betrachteten Gemeinden als Bezugsgröße. W2 und M2 bestrichen im engeren Untersuchungsgebiet eine gemeinsame Fläche von 154 km². In diesem Gebiet lagen 90,9 % (W2) und 67,9 % (M2) der gefundenen Risse, weitere Luchse jagten dort nicht. Bei einem Jahresbedarf von 60 Paarhufern entnehmen die beiden Luchse dieser Fläche pro Jahr ca. 58 Rehe und 37 Gamsen, insgesamt 95 Tiere. Der Bestand (Durchschnitt der Novemberbestände der Jahre 1981–1984) dürfte für beide Arten bei etwa 700 liegen, also insgesamt 1400 Paarhufer, was einer Artdichte von je 4,5 Individuen/km² entspricht. Auf derselben Fläche betrug die Jagdstrecke (Mittel für die Jahre 1982–1985) rund 250 Rehe und 240 Gamsen (total 490 Paarhufer), die registrierten Fallwildverluste (Durchschnitt 1982–1984) 166 Rehe und 112 Gamsen (zusammen 278). In diesem Beispiel beträgt der

jährliche Verlust durch den Luchs etwa 6,8 % des Herbstbestandes an Paarhufern und etwa 19,4 % der Jagdstrecke.

Das engere Untersuchungsgebiet gehört zu den vom Luchs am stärksten bejagten Gegenden. Das Hauptuntersuchungsgebiet ist nicht gleichmäßig von der Raubkatze besiedelt. Eine geschlossene Population ist nur im nördlichen Teil, vom Pilatus bis zum Saanenland vorhanden, wo sich eine zusammenhängende Waldzone ausdehnt. Wir schätzen den Bestand im Berner Oberland und im Kanton Obwalden (zusammen 3400 km²) für 1985 auf 10 bis höchstens 15 adulte Luchse (HALLER und BREITENMOSER 1986). Der jährliche Nahrungsbedarf dieser Tiere beträgt etwa 600 bis 900 Paarhufer (360–540 Rehe, 240–360 Gmsen). Auf dieser Fläche leben ca. 6000 Rehe und 12 000 Gmsen (gerundete mittlere Schätzungen der Jahre 1981–1984, die Erhebungen erfolgen jeweils nach der Herbstjagd). Die Luchse würden von diesen Beständen rund 3 %–5 % (6 %–9 % der Rehe, 2 %–3 % der Gmsen) nutzen. Die jährliche Strecke im gleichen Gebiet (Durchschnitt der Jahre 1981–1984) betrug 1818 Rehe (ca. 23 % des Bestandes) und 2872 Gmsen (ca. 19 %). Da Schalenwildbestände eher unter- als überschätzt werden, dürfte sowohl der relative Eingriff des Luchses als auch der Jagd verhältnismäßig hoch angegeben sein.

Die Angaben über den vom Luchs erbeuteten Anteil einer Schalenwildpopulation in der Literatur reichen von 1 %–2 % (NOVÁKOVÁ und HANZL 1968), 1,3 %–2,9 % (BALIS und CHUDÍK in HELL 1973), 5 %–20 % (MALAFEEV und KRAYAZHIMSKIY 1984) bis 45 % (KISELEV 1974, zitiert in MATJUSCHKIN 1978). Nach FILONOV (1980) erbeutet der Luchs in einem Naturschutzgebiet im südlichen Ural im langjährigen Mittel 0,75 % der Population, der Wolf 3,5 %. Kurzfristig stieg – bei Abwesenheit des Wolfs – die Erbeutungsrate des Luchses auf 9 %. Bei all diesen Arbeiten sind aber methodische Vorbehalte anzubringen. Nach den Daten von HORNOCKER (1970) erbeutet der Puma in Idaho 5 %–8 % der Wapiti- und 3 %–5 % der Maultierhirschpopulation.

Entscheidend für die Möglichkeit eines Prädatoren, die Abundanz seiner Beutetiere nachhaltig zu beeinflussen, ist das quantitative Verhältnis Räuber : Beute. Meistens vermögen Raubtiere ihre Beutetierpopulationen nicht an einem Wachstum zu hindern und die limitierenden Faktoren liegen anderswo (z.B. bei der Verfügbarkeit von Raum und Nahrung). Stehen aber relativ viele Raubtiere wenigen Beutetieren gegenüber, können die Räuber den jährlichen Zuwachs der Beutetiere abschöpfen. Aus Nordamerika sind Fälle bekannt, wo Wölfe Huftierpopulationen kontrolliert oder gar dezimiert haben: Im Pukaskwa Nationalpark bei einem Verhältnis von 1 Wolf : 25 Elchen (*Alces alces*), auf der Isle Royale bei 1 Wolf : 30–80 Elchen (BERGERUD et al. 1983). Im Riding Mountain Nationalpark kommen auf einen Wolf 131 Wapitis, 55 Elche und 25 Weißwedelhirsche. Die Wölfe erbeuten vorwiegend Wapitis, und CARBYN (1983) nimmt an, daß der Bejagungsdruck gerade ausreicht, um eine weitere Zunahme der Wapitipopulation zu verhindern. Von solitären Katzen ist keine so starke Einwirkung bekannt; offenbar vermögen sie weniger als Caniden, ihre Beutetiere aufzureiben. HORNOCKER (1970) belegt bei einem Verhältnis von 1 Puma : 135 Huftieren ein weiteres Ansteigen der Paarhuferpopulation (in 3 Jahren auf 1 : 201). Bei uns stehen im Hauptuntersuchungsgebiet jedem Luchs 400–600 Rehe und 800–1200 Gmsen gegenüber, und selbst im stärker bejagten engeren Untersuchungsgebiet ist das Verhältnis etwa 1 : 900.

Bei seiner geringen Populationsdichte übt der Luchs heute in unserem Untersuchungsgebiet keinen entscheidenden Einfluß auf den Bestand seiner Hauptbeutetiere aus, selbst wenn der jährliche Konsum eines einzelnen Individuums beträchtlich erscheint. Nachdem sich in den ersten Jahren nach ihrer Rückkehr die Raubkatze stärker manifestierte, hat sich nun die Population in ihrem Kerngebiet auf einem tieferen, den (Ernährungs-)Bedingungen angepaßten Niveau stabilisiert. Wir rechnen damit, daß die Luchsdichte und damit der beschriebene Eingriff in die Huftierpopulationen im Untersuchungsgebiet langfristig konstant bleibt. Ob diese Hypothese zutrifft, werden die kommenden Jahre zeigen. Lokal können immer wieder merkliche Verluste an Paarhufern vorkommen – bei Massierungen

von Wild (z. B. in der sehr schmalen Rehzone in Hochtälern), oder wenn ein Weibchen mit Jungen vorübergehend auf einer relativ kleinen Fläche jagt – aber großräumig betrachtet ist der Luchs eine von vielen, und nicht die bedeutendste Mortalitätsursache. Die Erbeutung durch den Luchs ist für das betroffene Individuum zwar fatal, für seine Population aber mag sie von Vorteil sein: Der Raubwilddruck ist ein wichtiger Evolutionsfaktor, der in einem viel umfassenderen Sinn als nur durch Erbeuten der Schwachen und Kranken direkt auf die Fitness der Beutetiere einwirkt (Gossow 1976), und die Abwesenheit des Raubtiers dürfte sich langfristig auch für seine potentiellen Opfer negativ auswirken.

Danksagung

Prof. Dr. W. HUBER (gestorben am 5. 12. 1984), der die vorliegende und frühere Luchsuntersuchungen geleitet hat, kann unser Dank nur noch in der Erinnerung erreichen. Besondere Unterstützung fanden wir immer bei Dr. D. BURCKHARDT, Sekretär des SBN, Dr. H. J. BLANKENHORN, eidgenössischer Jagdinspektor, Dr. C. MARTIN und Th. ILG, WWF Schweiz. Die Leiter der kantonalen Jagdverwaltungen (u. a. Dr. H. BRÜLLHARDT und M. ZUBER, Kanton Bern, und H. BÜRGI, Kanton Obwalden) und zahlreiche Wildhüter – namentlich erwähnt seien P. SCHWENDIMANN und P. ZYSSET, in deren Aufsichtskreisen das engere Untersuchungsgebiet liegt – haben uns jederzeit tatkräftig unterstützt. Danken möchten wir weiterhin Dr. A. WANDELER (wissenschaftliche Betreuung), Dr. K. ROBIN und B. HÄUSLER (Fütterungsversuche), S. CAPT und H. SÜTTERLIN (Haarbestimmung), Dr. P. LÜPS und Dr. P. SCHMID (Präparation und Konservierung der Beutebelege), A. KAPPELER (Altersbestimmung und Hinweise zur elektronischen Datenverarbeitung) und Ch. WÜRSTEN für vielseitige Hilfe bei Feldarbeit, Auswertung und Manuskriptbereinigung.

Zusammenfassung

Von radiotelemetrisch überwachten Luchsen im schweizerischen Nordalpenraum wurden Daten zur Nahrungswahl gesammelt. 88 Rißfunde verteilten sich auf die Arten Reh (48), Gemse (30), Hasen (5), Hausschaf (2), Murmeltier (2) und Eichhörnchen (1). Kotanalysen zeigten, daß weder Kleinsäuger noch Vögel einen nennenswerten Bestandteil der Nahrung ausmachen. Die Risse lagen in tieferen und weniger steilen Lagen, näher an der menschlichen Siedlungszone und häufiger in offenem Gelände als die Tageslager der Luchse. Von Paarhufern wurde in ungestörter Lage durchschnittlich 88 % der verwertbaren Teile gefressen, in Zivilisationsnähe nur 62 %. Adulte Luchse erbeuteten im Mittel alle 6,6 Tage einen Paarhufer, ein Weibchen mit zwei fast ausgewachsenen Jungen 1 pro 2,7 Tagen. Der Jahresbedarf eines Luchses wird auf ca. 60 Rehe oder Gemen geschätzt. Ein M und ein W, die das gleiche Gebiet bejagten, zeigten unterschiedliche Präferenzen bezüglich der Erbeutung von Rehen und Gemen. Die beiden Luchse bejagten ihr Streifgebiet (425 km² und 225 km²) gleichmäßig. Die Distanz zwischen aufeinanderfolgenden Rissen betrug 5–10 km. Durch die extensive Bejagung kann der für einen Jagderfolg benötigte Überraschungseffekt immer wieder erzielt werden. Diese Ernährungsstrategie ist einer der Gründe für die großen Lebensräume und die geringe Siedlungsdichte des Luchses in den Nordalpen. Der Luchs entnimmt in verschiedenen Teilen des Untersuchungsgebiets (je nach Abundanz des Räubers und der Beute) 3 %–9 % des geschätzten Herbstbestandes von Reh und Gemse.

Literatur

- ACKERMAN, B. B.; LINDZEY, F. G.; HEMKER, T. P. (1984): Cougar food habits in southern Utah. J. Wildl. Manage. 48, 147–155.
- ANDERSEN, N. J. (1953): Analysis of a Danish roe deer population. Danish Rev. Game Biol. 2, 121–155.
- BERGERUD, A. T.; WYETT, W.; SNIDER, B. (1983): The role of wolf predation in limiting a moose population. J. Wildl. Manage. 47, 977–988.
- BIRKELAND, K.; MYRBERGET, S. (1980): The diet of the lynx (*Lynx lynx*) in Norway. Fauna norv. Ser. A 1, 24–28.
- BRAND, C. J.; KEITH, L. B. (1979): Lynx demography during a snowshoe hare decline in Alberta. J. Wildl. Manage. 43, 827–849.
- BREITENMOSER, U. (1982): Die Wiedereinbürgerung des Luchses (*Lynx lynx* L.) in der Schweiz. Lizentiatsarbeit am Zool. Inst. Univ. Bern.
- (1983): Zur Wiedereinbürgerung und Ausbreitung des Luchses (*Lynx lynx* L.) in der Schweiz. Schweiz. Z. Forstwes. 134, 207–222.
- BRINK, F. H. VAN DEN (1975): Die Säugetiere Europas. Hamburg, Berlin: Paul Parey.
- BRÜLLHARDT, H. (1983): Zur jagdlichen Beeinflussung und zur Altersstruktur von Gemspopulationen im Berner Oberland. Bern: Willy Dürrenmatt AG.

- CARBYN, L. N. (1983): Wolf predation on elk in Riding Mountain National Park, Manitoba. *J. Wildl. Manage.* 47, 963–976.
- CHARNOV, E. L.; ORIANS, G. H.; HYATT, K. (1976): Ecological implications of resource depression. *Amer. Nat.* 110, 247–259.
- ČOP, J. (1977): Die Ansiedlung des Luchses, *Lynx lynx* (Linné, 1758) in Slowenien. *Z. Jagdwiss.* 23, 30–40.
- DEBROT, S.; FIVAZ, G.; MERMOD, C.; WEBER, J.-M. (1982): Atlas des poils de mammifères d'Europe. Neuenburg: Inst. de Zool. Univ. Neuchâtel.
- DELIBES, M. (1980): El Lince Iberico – Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto Doñana, Huelva. *Doñana Acta Vert.* 7, vol. especial, 1–128.
- DELIBES, M.; BELTRÁN, J. F. (1984): Ecología del lince ibérico en el Parque Nacional de Doñana. *Quercus* 14, 4–9.
- EIBERLE, K. (1972): Lebensweise und Bedeutung des Luchses in der Kulturlandschaft. *Mammalia depicta* 8 (Beih. Z. Säugetierkunde).
- EISFELD, D. (1978): Das Reh als Beutepotential des Luchses. In: *Der Luchs – Erhaltung und Wiedereinbürgerung in Europa*. Hrsg. von U. WOTSCHIKOWSKY. Grafenau: Verlag Morsak. 81–86.
- FILONOV, C. (1980): Predator-prey problems in nature reserves of the european part of the RSFSR. *J. Wildl. Manage.* 44, 389–396.
- FORTER, D. (1975): Zur Ökologie und Verbreitungsgeschichte des Alpenmurmeltiers im Berner Oberland. Diss. Zool. Inst. Univ. Bern.
- FRITTS, S. H.; SEALANDER, J. A. (1978): Diets of bobcats in Arkansas with special reference to age and sex differences. *J. Wildl. Manage.* 42, 533–539.
- GOSSOW, H. (1976): *Wildökologie*. München: BLV Verlagsgesellschaft.
- HAGLUND, B. (1966): De stora rovdjurens vintervanor. I. (Winter habits of the Lynx (*Lynx lynx* L.) and Wolverine (*Gulo gulo* L.) as Revealed by Tracking in the Snow.). *Viltrevy* 4, 81–299.
- HALLER, H.; BREITENMOSER, U. (1986): Zur Raumorganisation der in den Schweizer Alpen wiederangesiedelten Population des Luchses (*Lynx lynx*). *Z. Säugetierkunde* 51, 289–311.
- HELL, P. (1973): Ergebnisse der Luchsforschung in der CSSR. I. Teil – Nahrungsökologie und jagdwirtschaftliche Bedeutung. *Beitr. Jagd-Wildforsch.* 8, 335–344.
- HEPTNER, V. G.; NAUMOV, N. P. (Hrsg.) (1980): Die Säugetiere der Sowjetunion. Band III: Raubtiere (Feloidea). Jena: VEB Gustav Fischer.
- HONSIG-ERLENBURG, P. (1984): Zur Winteraktivität eingebürgerter Luchse (*Lynx lynx*) in einem Kärntner Rotwildrevier 1978–1982. Diplomarbeit, Inst. Wildbiol. und Jagdwirtsch. Univ. Bodenkultur Wien.
- HORNÖCKER, M. G. (1970): An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho primitive Area. *Wildl. Monogr.* 21.
- JOHNSON, M. K.; ALDRED, D. R. (1982): Mammalian prey digestibility by bobcats. *J. Wildl. Manage.* 46, 530.
- JONES, J. H.; SMITH, N. S. (1979): Bobcat density and prey selection in central Arizona. *J. Wildl. Manage.* 43, 666–672.
- JONSSON, S. (1980): Erforschung und Erhaltung des Luchses in Schweden. In: *Der Luchs in Europa – Verbreitung, Wiedereinbürgerung, Räuber-Beute-Beziehung*. Hrsg. von A. FESTETICS. „Themen der Zeit“ Nr. 3, 170–180. Greven: Kilda-Verlag.
- KELLER, A. (1980): Détermination des mammifères de la Suisse par leur pelage: II. Diagnose des familles, III. Lagomorpha, Rodentia (partim). *Revue suisse Zool.* 87, 781–796.
- (1981a): Détermination des mammifères de la Suisse par leur pelage: IV. Cricetidae et Muridae. *Revue suisse Zool.* 88, 463–473.
- (1981b): Détermination des mammifères de la Suisse par leur pelage: V. Carnivora, VI. Artiodactyla. *Revue suisse Zool.* 88, 803–820.
- KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. (1981): *An Introduction to Behavioural Ecology*. Oxford, London: Blackwell Scientific Publications.
- KREBS, J. R.; STEPHENS, D. W.; SUTHERLAND, W. J. (1983): Perspectives in optimal foraging. In: *Perspectives in ornithology*. Ed. by A. H. FRUSH and G. A. CLARK jr. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 165–221.
- KRUK, H. (1972): *The spotted hyena – A study of predation and social behavior*. Chicago, London: The University of Chicago Press.
- LEOPOLD, A. S.; GUTIÉRREZ, R. J.; BRONSON, M. T. (1984): *North American Game Birds and Mammals*. New York: Ch. Scribner's Sons.
- LINDEMANN, W. (1956): Der Luchs und seine Bedeutung im Haushalt der Natur. *Kosmos* 52, 187–193.
- LITVAITIS, J. A.; STEVENS, C. L.; MAUTZ, W. W. (1984): Age, sex and weight of bobcats in relation to winter diet. *J. Wildl. Manage.* 48, 632–635.

- MALAFEEV, Y. M.; KRAYAZHIMSKIY, F. V. (1984): Pitaniye rysi i ee vzaimootnoseniya s kopytnymi na srednem urale. (Die Ernährung des Luchses und seine Wechselbeziehungen zu Huftieren im Mittleren Ural.). Byull. Mosk. o. va. ispyt. prir. Otd. biol. **89**, 70–81.
- MATJUSCHKIN, E. N. (1978): Der Luchs. Neue Brehm Bücherei 517. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag.
- MECH, L. D. (1970): The wolf – The ecology and behavior of an endangered species. Minneapolis: The University of Minnesota Press.
- MURDOCH, W. W.; OATEN, A. (1975): Predation and population stability. In: Advances in Ecological Research. Ed. by A. MACFADYEN. London: Academic Press. 1–131.
- NOVÁKOVÁ, E.; HANZL, R. (1968): Contribution à la connaissance du rôle joué par le lynx dans les communautés sylvicoles. Schweiz. Z. Forstwes. **119**, 114–125.
- OKARMA, H. (1984): The Physical Condition of Red Deer Falling a Prey to the Wolf and Lynx and Harvested in the Carpathian Mountains. Acta Ther. **29**, 283–290.
- PARKER, G. R.; MAXWELL, J. W.; MORTON, L. D.; SMITH, G. E. J. (1983): The ecology of the lynx (*Lynx canadensis*) on Cape Breton Island. Can. J. Zool. **61**, 770–786.
- PULLIAINEN, E. (1981): Winter diet of *Felis lynx* L. in SE Finland as compared with the nutrition of other northern lynxes. Z. Säugetierkunde **46**, 249–259.
- PULLIAM, H. R.; CARACO, T. (1984): Living in groups: is there an optimal group size? In: Behavioural ecology. Ed. by J. R. KREBS and N. B. DAVIES. London: Blackwell Scientific Publications. 123–147.
- RAESFELD, F. (1978): Das Rehwild. 8. Aufl. Hamburg, Berlin: Paul Parey.
- RIGHETTI, A.; HUBER, W. (1983): Ausrottung und Wiedereinwanderung des Rothirsches (*Cervus elaphus* L.) im Kanton Bern (Schweiz). Revue suisse Zool. **90**, 863–870.
- SACHS, L. (1984): Angewandte Statistik. 6. Aufl. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag.
- SHAW, H. G. (1977): Impact of mountain lion on mule deer and cattle in northwestern Arizona. In: Proc. 1975 Predator Symp. Ed. by R. C. PHILLIPS and C. JONKEL. Mont. For. and Conserv. Exp. Stn., Univ. Montana, Missoula. 17–32.
- SOMMERLATTE, M.; FESTETICS, A.; BERG, F.-C. VON (1980): Kontrolle von Luchsen durch Ausfahrten nach ihrer Wiedereinbürgerung in Österreich. In: Der Luchs in Europa – Verbreitung, Wiedereinbürgerung, Räuber-Beute-Beziehung. Hrsg. von A. FESTETICS. „Themen der Zeit“ Nr. 3, 318–337. Greven: Kilda-Verlag.
- VASILIU, G. D.; DECEI, P. (1964): Über den Luchs (*Lynx lynx*) der rumänischen Karpaten. Säugetierk. Mitt. **12**, 155–183.
- WERDELIN, L. (1981): The evolution of lynxes. Ann. Zool. Fennici **18**, 37–71.
- WOTSCHIKOWSKY, U. (1978): Der Luchs im Bayerischen Wald. In: Der Luchs – Erhaltung und Wiedereinbürgerung in Europa. Hrsg. von U. WOTSCHIKOWSKY. Grafenau: Verlag Morsak. 72–80.
- ZYLL DE JONG, C. G. VAN (1966): Food habits of the lynx in Alberta and the Mackenzie District, N.W.T. Can. Field-Nat. **80**, 18–23.

Anschriften der Verfasser: DR. URS BREITENMOSER, Spillgerten B, CH-3770 Zweisimmen; DR. HEINRICH HALLER, In den Büelen, CH-7260 Davos, Schweiz